

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт экономики, управления и природопользования
Кафедра экологии и природопользования

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой

_____ С.В. Верховец
подпись инициалы, фамилия
«_____» _____ 2016г.

МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

**ЭНЕРГЕТИКА ПРОЦЕССОВ ПИТАНИЯ И РОСТА ГУСЕНИЦ ЛЕСНЫХ
НАСЕКОМЫХ**

05.04.06 Экология и природопользование

05.04.06.02 Общая экология

Руководитель	_____	<u>д.с.-х.н., проф.</u>	<u>О.В. Тарасова</u>
	подпись, дата	должность, ученая степень	
Выпускник	_____		<u>И.И. Калашникова</u>
	подпись, дата		
Рецензент	_____		<u>Н.И. Кириченко</u>
	подпись, дата		
Нормоконтролер	_____		<u>И.Г. Гетте</u>
	подпись, дата		

Красноярск 2016

РЕФЕРАТ.

Магистерская диссертация на тему «ЭНЕРГЕТИКА ПРОЦЕССОВ ПИТАНИЯ И РОСТА ГУСЕНИЦ ЛЕСНЫХ НАСЕКОМЫХ» содержит 77 страниц текстового документа, 12 рисунков, 15 таблиц и 80 используемых источников литературы.

НАСЕКОМЫЕ-ФИЛЛОФАГИ, КОРМ, ПОТРЕБЛЕНИЕ, МОДЕЛЬ, ЭФФЕКТИВНОСТЬ ПИТАНИЯ.

Рассмотрена модель оптимального потребления корма насекомыми – филлофагами, в которой метаболические затраты представлены в виде двух компонентов – затрат на усвоения корма и на собственно метаболизм особи. Объект исследования: гусеницы боярышницы *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera, Pieridae) и гусеницы непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera, Orgyidae).

Цель работы: исследование энергетики процессов питания и роста гусениц непарного шелкопряда и боярышницы.

По данным экспериментов по выкармливанию гусениц для каждой особи определены масса гусеницы, масса личиночной шкурки, масса экскрементов, масса нового корма, масса оставшегося корма, эффективность усвоения корма p_1 , эффективность биосинтеза p_2 , эффективность потребления корма q . Выявлено, что у гусениц непарного шелкопряда разных фенотипов показатели эффективности питания достоверно различаются. Показано, что плодовитость самок не зависит от массы потребленного ею корма, но линейно зависит от показателя эффективности потребления корма: чем больше эффективность потребления корма q особи, тем выше ее плодовитость.

ABSTRACT.

Master's dissertation «PROCESSES' ENERGY OF FOREST INSECTS' NUTRITION AND GROWTH» includes 77 pages of text file, 12 illustrations, 15 tables and 80 reference sources.

PHYLLOPHAGOUS INSECTS, FORAGE, CONSUMPTION, MODELS, CONSUMPTION COSTS.

The model of optimal food consumption by phytophagous insects proposed, in which the metabolic costs are presented in the form of two components: the cost of food utilization and the cost of the proper metabolism of the individuals.

Research subject: caterpillars of *Aporia Crataegi* L. (Lepidoptera, Pieridae) and caterpillars of *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera, Orgyidae).

The purpose of the research: to study processes' energy of Gypsy Moth and the Black-veined White's nutrition and growth.

Experiments on caterpillars' feeding determined the data about the weight of each individual caterpillar, the weight of its puparium, the weight of excrements, the weight of fresh forage, the weight of the forage left, the effectiveness of food digestion p_1 , the effectiveness of biosynthesis p_2 , the effectiveness of food consumption q . It was found out that the fertility of the female does not depend on the weight of food consumed by it, but is linearly dependent on the food consumption efficiency index. The greater the efficiency of food consumption by an individual, the higher its fertility.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	5
1 Характеристика группы хвое- и листогрызущих насекомых.....	7
1.1 Особенности биологии и экологии массовых хвое- и листогрызущих насекомых.....	7
1.2 Закономерности возникновения и развития вспышек массового размножения хвое- и листогрызущих насекомых.....	13
1.3 Непарный шелкопряд <i>Lymantria dispar</i> L.....	15
1.4 Боярышница <i>Aporia crataegi</i> L.....	22
2 Район и методы исследования.....	26
2.1 Характеристика района исследований.....	26
2.2 Объекты и методы исследования.....	27
3 Результаты исследований и их обсуждение.....	33
3.1 Модель оптимального потребления корма насекомыми.....	33
3.2 Баланс потребления корма гусеницами боярышницы.....	36
3.3 Баланс потребления корма гусеницами непарного шелкопряда.....	49
Заключение.....	68
Список использованных источников.....	69

ВВЕДЕНИЕ

Важную роль в лесных экосистемах среди насекомых-фитофагов играют чешуекрылые, так как их популяции многочисленны и им свойственны вспышки массового размножения и высокая скорость размножения. Многочисленные литературные данные свидетельствуют о важной роли корма в динамике численности насекомых-филлофагов [1; 10; 17; 49; 51; 52]. У насекомых пищевые ресурсы потребляются на стадии личинки, реже – на стадии имаго, так называемое, дополнительное питание [8].

Модифицирующее влияние корма на динамику численности популяций эруптивных видов проявляется через систему биоценологических связей и в ряде случаев может служить прогностическим критерием качественного изменения популяции [18; 41; 46; 47]. Уровень метаболических процессов в хвое и листе оказывает непосредственное влияние на выживаемость гусениц, особенно младших возрастов [17; 75].

Одним из важнейших факторов, влияющих на динамику численности лесных насекомых, является плодовитость особей, определяющаяся массой имаго и тесно коррелирующей с ней массой куколок или гусениц старших возрастов перед окукливанием. В связи с этим возникает зависимость между массой особей, количеством доступного корма и его биохимическими характеристиками.

Существование этих связей подтверждено многочисленными экспериментами по выкармливанию гусениц в лабораторных условиях [6; 24; 40; 56; 57; 64; 65]. В этих экспериментах оценивались балансовые соотношения между количеством потребленного корма и массой потребляющей корм гусеницы. Энергия, потребленная особью с пищей, расходуется на прирост биомассы, на покрытие метаболических расходов и выделяется с экскрементами [6].

Очевидно, что изучение динамики численности насекомых имеет практическое значение, позволяя выполнить задачи по защите растений [27].

Правильно поставленный надзор и учет численности вредителей позволяет составить прогноз дальнейшего размножения вредителей [5; 15; 35; 55]. Это дает возможность наметить требующиеся лесозащитные мероприятия и осуществить их наиболее эффективно с наименьшими затратами труда и средств.

Цель данной работы: исследование энергетики процессов питания и роста гусениц лесных насекомых. Для описания закономерностей потребления корма насекомыми – филлофагами использована модель оптимального потребления корма (Суховольский В.Г. и др., 2008)

Для достижения поставленной цели необходимо было решить следующие задачи:

1. Провести анализ баланса потребления корма гусеницами разных видов хвое- и листогрызущих насекомых.
2. Оценить экологическую эффективность потребления корма гусеницами боярышницы и непарного шелкопряда в зависимости от пола особи.
3. Определить связь между эффективностью потребления корма гусеницами и плодовитостью будущих взрослых особей каждого вида.
4. Проанализировать особенности потребления корма гусеницами различных фенотипов непарного шелкопряда.

В качестве объекта исследования были взяты гусеницы боярышницы *Aporia crataegi* L. и непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L.

Данная работа проводилась на кафедре экологии и природопользования отделения экологии и географии ИЭУиП СФУ под руководством профессора О.В.Тарасовой.

Выражаю искреннюю благодарность д.б.н., вед.н.с. Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН Владиславу Григорьевичу Суховольскому за полезные консультации.

1. Характеристика группы хвое- и листогрызущих насекомых

1.1 Особенности биологии и экологии массовых хвое- и листогрызущих насекомых

Группа хвое- и листогрызущих насекомых объединяет виды, личинки которых питаются хвоей и листвой древесных растений. Их часто называют насекомыми - дефолиаторами, так как они способны частично или полностью уничтожать хвою или листву деревьев и этим лишать их фотосинтезирующего аппарата. К группе так называемых массовых хвое- и листогрызущих насекомых относятся представители двух отрядов: чешуекрылые, или бабочки (Lepidoptera), и перепончатокрылые (Hymenoptera) [31]. Их объединяет способность к периодическим вспышкам массового размножения, характер наносимых повреждений и их последствия. Во время вспышек массового размножения численность популяций хвое- и листогрызущих насекомых на несколько порядков увеличивается.

Личинки хвое- и листогрызущих насекомых в младших возрастах выедают мягкие ткани листьев и хвои, оставляя нетронутыми жилки, в старших - полностью уничтожают почки, листья и хвою деревьев, а при высокой плотности популяции могут повреждать даже молодые побеги [13; 80].

Преобладающее большинство насекомых этой группы имеет одногодичный жизненный цикл. Только некоторые из них в более южных районах дают две генерации в год (например, обыкновенный сосновый пилильщик), а в таежных районах Сибири развиваются в течение двух лет (сибирский коконопряд). Многим хвое- и листогрызущим насекомым свойственна обязательная (для особей всей популяции) и факультативная (для особей части популяции) диапауза, возникающая на разных фазах развития вида как его приспособление к зимовке, истощению или изменению качества корма и другим неблагоприятным условиям среды [14; 66].

Все виды хвое- и листогрызущих насекомых по времени личиночного питания делятся на следующие фенологические группы [31]:

- 1) ранневесенние (дубовая зеленая листовертка, пяденицы-шелкопряды, рыжий сосновый пилильщик и др.),
- 2) весенне-летние (например, непарный шелкопряд),
- 3) летние (дубовая хохлатка и др.),
- 4) летне-осенние (сосновая пяденица, лунка серебристая),
- 5) осенне-весенние, чьи личинки начинают питаться во второй половине лета, зимуют и продолжают питаться весной (златогузка, ивовая волнянка, сосновый шелкопряд и др.).

Первая и вторая группы специализированы на питании растениями весной, когда их листья и хвоя наиболее богаты белком и, следовательно, очень питательны, хотя и имеют неустойчивый биохимический состав. Другие приспособлены к питанию листьями и хвоей в летний и летне-осенний периоды, когда они содержат меньше белка, не так питательны, но сохраняют устойчивый химизм [36; 67].

Наиболее вредоносны среди хвое- и листогрызущих насекомых виды с наибольшей продолжительностью периода питания, виды с двойной генерацией, повреждающие свою кормовую породу дважды за один сезон, и виды летней фенологической группы, после повреждения которыми листва и хвоя в этот же год не восстанавливаются.

Кладки яиц хвое- и листогрызущих насекомых располагаются на разных частях дерева, чаще всего в кроне возле почек на побегах и ветвях, на хвое или внутри хвоинок, на листьях (златогузка и ивовая волнянка). У ряда насекомых самки откладывают яйца в неровности и щели коры ствола (шелкопряд, монашенка, боярышниковая листовертка). У непарного шелкопряда кладки яиц в большей части его ареала обычно располагаются также на коре в комлевой части стволов, но в горных местностях - на камнях и скалах, а в Приморье - на нижней стороне листьев, вместе с которыми опадают на землю. В городах бабочки этого вида откладывают яйца на столбах и заборах [31; 54].

По особенностям цикла развития и зимующей фазе хвое- и листогрызущих насекомых делят на несколько групп [35]:

- зимующие в фазе яйца (непарный и кольчатый шелкопряды, монашенка, дубовая зеленая, боярышниковая и ряд других листоверток, зимняя пяденица, рыжий сосновый пилильщик и др.),
- зимующие в фазе личинки (златогузка, ивовая волнянка, сосновый и сибирский коконопряды и др.),
- зимующие в фазе куколки (сосновая совка, пяденицы-шелкопряды, многие совки, кленовая стрелчатка и др.).

Большинство хвое- и листогрызущих насекомых - полифаги, однако их потомство имеет различные выживаемость, плодовитость и сроки развития в зависимости от того, на какой древесной породе питались личинки [60]. Оптимум развития у этих видов наблюдается на ограниченном круге растений и в разных географических районах отдается предпочтение различным древесным породам. Например, непарный шелкопряд в лесостепи предпочитает дуб [62] и испытывает угнетение при питании листьями липы, клена остролистного и березы, а севернее Москвы березу предпочитает дубу [39]. Есть среди хвое- и листогрызущих и монофаги, повреждающие лишь одну древесную породу (например, зеленая дубовая листовертка, дубовая хохлатка, сосновая совка и ряд других) [6].

Среди хвое- и листогрызущих насекомых есть как исключительно свето- и теплолюбивые виды, предпочитающие хорошо прогреваемые изреженные насаждения, опушки и типы леса, приуроченные к повышенным элементам рельефа на сухих и бедных почвах (златогузка, непарный шелкопряд, сосновая совка, сосновые пилильщики), так и более гигрофильные и менее светолюбивые, предпочитающие относительно влажные местообитания и типы леса, пойменные леса и сомкнутые насаждения (зимняя пяденица, сосновая пяденица, монашенка, ивовая и черемуховая паутинные моли и др.) [28].

Хвое- и листогрызущим насекомым свойственны некоторые общие биологические особенности: открытый образ жизни, высокая и изменчивая плодовитость, способность к миграциям путем активных перелетов и переползания или путем пассивного переноса ветром, а для многих видов - кучность яйцекладки. Из-за преимущественно открытого образа жизни хвое- и листогрызущие насекомые подвергаются непосредственному воздействию климатических факторов, уязвимы для насекомоядных млекопитающих, птиц, хищных и паразитических насекомых и болезней.

В имагинальной фазе они не питаются или питаются нектаром цветов, иногда пьют воду. Взрослая фаза живет за счет питательных веществ, накопленных личинкой. Рост и развитие личинок тесно связаны с биохимическим составом корма, который различен у разных древесных пород и изменяется в течение вегетационного периода и зависит от погодных условий [61].

В течение вегетационного периода по мере старения листьев уменьшается относительное содержание в них влаги и кислот и увеличивается содержание углеводов и других питательных веществ. Личинки первых возрастов нуждаются в более влажном корме и кормятся молодыми листьями. Для личинок более старших возрастов необходим более питательный корм, который обеспечивает не только нормальный рост и развитие, но и накопление резервных питательных веществ в клетках жирового тела [61].

Как говорилось выше, изменчивость биохимического состава листвы и хвои связана не только с их возрастом, но и с погодой. Пасмурная, дождливая и прохладная погода повышает содержание в них влаги и кислот, как бы задерживая их старение. У личинок старших возрастов, питающихся такой листвой, нарушается нормальное протекание пищеварения, процессов жизнедеятельности, тормозят рост и развитие, личинки ослабляются, поражаются болезнями и часто погибают даже в массе [69]. Наоборот, солнечная, теплая и сухая погода, усиливает процессы ассимиляции в листве и хвое, содействует обогащению листьев питательными веществами, ускоряет

рост и развитие личинок, которые ими питаются. В таком же направлении воздействуют на личинки повышенные, близкие к оптимуму температуры, непосредственно ускоряющие протекание процессов жизнедеятельности личинок. Наконец, повышенная влажность воздуха вынуждает личинок интенсивнее питаться листвой или хвоей, ибо это обеспечивает получение ими влаги, потребной не только на все процессы жизнедеятельности, но и на ее испарение, возрастающее в условиях сухого воздуха. Таким образом, при солнечной, теплой и сухой погоде личинки в кратчайший срок успешно заканчивают свое развитие и дают взрослых особей, характеризующихся максимальной жизнеспособностью и плодовитостью [35].

Развитие хвое- и листогрызущих насекомых может ускоряться и в неблагоприятных условиях питания, в перенаселенных очагах. Здесь, при недостатке пищи, личинки преждевременно заканчивают свое развитие и превращаются в куколок, из которых развиваются взрослые насекомые с резко пониженной плодовитостью или даже полностью бесплодные.

Для насекомых этой группы характерна изменчивость организма, которая проявляется у одного и того же вида в различной величине особей, их массе, интенсивности окраски, плодовитости и т.д. Особенно широко эти показатели изменяются вследствие изменения количества и качества пищи, прямого и косвенного влияния погодных условий [14; 71].

Дальность и быстрота полета у группы хвое- и листогрызущих насекомых значительно выше, чем у других групп насекомых, но у различных видов и особей одного и того же вида неодинаковы. Они зависят от размеров, формы и плотности крыльев, обтекаемости формы тела, степени развития мускулатуры грудного отдела, управляющей движением крыльев, степени развитости трахеальной системы и ее воздухоносных полостей. Самцы способны к более далеким и быстрым перелетам, чем самки. Летные способности последних в значительной мере зависят от числа яиц в их брюшке, размеров и веса самих яиц. Отягченная яйцами самка, усиленно трепеща крыльями, совершает лишь короткие и преимущественно планирующие перелеты с ветки на ветку и с

дерева на дерево. Лишь отложив часть яиц, самка становится способной к более далеким перелетам. К таким же перелетам самки способны в конце вспышки размножения и в межвспышечные периоды, когда их плодовитость держится на пониженном уровне по сравнению с первыми фазами вспышки [15].

Гусеницы непарного шелкопряда младших возрастов, имеющие длинные волоски-аэрофоры, также могут передвигаться на значительные расстояния с помощью ветра до 150 км. Например, 17 июля 1892г. и 17 июля 1957г. сильный ураганный юго-восточный ветер принес огромное количество бабочек непарного шелкопряда в Москву и Подмосковье, где началось его массовое размножение, и пришлось в 1957г. и последующие годы проводить с ним борьбу [35].

В большинстве случаев интенсивность расселения насекомых - дефолиантов отстает от интенсивности их размножения, что приводит к их концентрации вредителей на определенной территории.

Выживаемость многих представителей хвое- и листогрызущих насекомых тесно связана с совпадением сроков развития личинок и отдельных фаз вегетации древесных пород. Так, минимальная смертность гусениц зеленой дубовой листовертки первого возраста бывает в том случае, когда массовый выход гусениц совпадает с фазой открытой почки, куда они забираются после отрождения [59]. В связи с этим многие виды предпочитают ранние формы дуба и вяза поздним формам (зимняя пяденица, непарный шелкопряд, зеленая дубовая листовертка).

Итак, погодные условия, качество и количество пищи влияют на рост, продолжительность развития, жизнеспособность личинок, определяя тем самым жизнеспособность и плодовитость, а так же соотношение полов взрослых особей. У насекомых данной группы высокая потенциальная плодовитость (до нескольких сотен и даже тысяч яиц), но фактическая плодовитость колеблется в зависимости от погодных условий и условий питания личинок. Большинство видов откладывает весь запас яиц в один или несколько приемов, размещая кладки в пределах одного дерева или на

соседних деревьях. Кучная кладка яиц приводит к концентрации личинок и образованию очагов.

1.2. Закономерности возникновения и развития вспышек массового размножения хвое- и листогрызущих насекомых

Для группы видов дендрофильных насекомых, трофически связанных с хвоей и лиственной кормовых древесных растений характерны подъемы и падения численности. Это в значительной мере обусловлено биологическими особенностями популяций данной группы.

Возникновение и развитие вспышек в отдельно взятых лесных массивах протекает по-разному, в зависимости от типа насаждений, их состава, ярусности, возраста, сомкнутости крон, происхождения и состояния, и уровня их защитных свойств как биоценозов (численности насекомоядных птиц и животных, хищных и паразитических насекомых и болезней вредителей)[17; 68].

Детальное изучение механизмов вспышки массового размножения представляет наибольший практический интерес, поскольку вспышка в лесном биогеоценозе нередко сопряжена с существенными повреждениями древостоев.

Возникновению вспышек способствует солнечная, теплая и засушливая погода, устанавливающаяся во время питания и развития хвое- и листогрызущих насекомых, особенно в период питания личинок среднего и старших возрастов, вызывающая качественные изменения биохимического состава листвы или хвои, повышающая их питательность и создающая оптимальные условия для жизни и развития личинок [35; 67].

Таким образом, в отличие от ежегодных колебаний численности хвое- и листогрызущих насекомых, вспышки их массовых размножений вызываются качественными изменениями организмов (кормовых пород и их вредителей) под воздействием климатических факторов.

В лиственничных лесах Красноярского края наблюдаются сопряженные очаги сибирского коконопряда, лиственничной пяденицы и непарного шелкопряда [28; 37].

Изменчивость организма хвое- и листогрызущих насекомых проявляется у одного и того же вида в разнообразных признаках: в различной величине особей, их весе, окраске, плодовитости, жизнеспособности и т.д. В периоды массовых размножений трудно бывает найти две особи, которые являлись бы копией друг друга. Типичным для этих периодов является появление темноокрашенных особей, причем изменения окраски бывают настолько сильными, что возникают затруднения даже в правильном определении видовой принадлежности этих особей. Некоторые авторы считают, что это является показателем интенсивно протекающих физиологических процессов у темных особей и результатом скученной жизни в личинковой фазе [28; 34; 35].

В период между вспышками численность вредителя держится на низком, не приобретающем хозяйственного значения, но непрерывно колеблющемся уровне, а плодовитость близка к средней и тоже колеблется. Отдельные виды хвое- и листогрызущих насекомых сохраняются в максимальных количествах в тех насаждениях, в которых лесозэкологические особенности в максимальной степени отвечают их потребностям, а защитные свойства насаждений как биоценозов держатся на наиболее низком уровне [28].

Хвое- и листогрызущие насекомые, объедая хвою и листву на деревьях, нарушают их нормальный водообмен и ассимиляцию, что ведет к потере прироста и устойчивости. Хвойные насаждения обычно резко снижают прирост под влиянием потери хвои, при повторных объединениях подвергаются нападению стволовых вредителей и усыхают.

Но уничтожение насекомыми листвы деревьев приводит не только к потере прироста и ослаблению. Оно вызывает последовательные, но большей частью временные изменения в жизни экосистемы. Увеличение прозрачности верхнего полога в необычный фенологический срок вызывает резкие изменения освещенности, температуры и влажности, приближающие условия под пологом

леса к условиям открытого места. В этих насаждениях быстро увеличивается мощность травяного покрова, усиливается плодоношение [9].

При дефолиации в насаждениях наряду с изменением фитолимата меняется и поступление питательных веществ в почву за счет экскрементов и трупов гусениц. По наблюдениям П.М. Рафеса [42], массовое размножение листогрызущих насекомых стимулирует процессы минерализации растительного опада и способствует более интенсивному протеканию биологического круговорота в результате быстрого освобождения значительного количества вещества и энергии, заключенных в лесной подстилке.

Таким образом, насекомые - филлофаги, являются источником периодически возникающих вспышек массового размножения и одновременно важнейшим компонентом лесных экосистем, и играют важную роль в их сукцессионной динамике.

1.3 Непарный шелкопряд *Lymantria dispar* L.

Непарный шелкопряд - один из самых известных и распространенных вредителей лесов, садов и декоративных насаждений. Он получил свое название за резкое различие между самцом и самкой (рисунок 1А).



А



Б

Рисунок 1А - Вышедшие из куколок самец и самка непарного шелкопряда;
1Б - Гусеница непарного шелкопряда

Ни один из других вредителей не давал столь часто вспышек массового размножения и на столь огромных площадях, как непарный шелкопряд, причем эти вспышки очень часто носили затяжной характер [5; 15; 35].

Непарный шелкопряд распространен в европейской части России до северной границы произрастания дуба, в Крыму и на Кавказе, в зонах мелколиственных лесов и лесостепи Сибири, в горах Средней Азии, на Алтае и в Саянах, в Приамурье, на Сахалине и Приморье, также по всей Европе, в Японии и Северной Америке [15].

Тело взрослой бабочки состоит из трех отделов: головы, груди и брюшка. На голове располагаются усики, которые являются важными сенсорными органами, помогающими балансировать при полете и распознавать запахи. У дневных бабочек такие «антенны» имеют на концах утолщение в виде булавы, а у ночных - гребенчатую или перистую форму. Глаза сложные (фасеточные) хорошо развиты, крупные, почти полусферические. Ротовые органы обычно лишены верхних челюстей, превращены в хоботок [25]. У ряда видов он укорочен или почти отсутствует. Грудь состоит из трех сегментов. Каждый несет по паре ног.

Крылья - важнейший систематический признак отряда: они покрыты чешуйками, от структуры и расположения которых зависит причудливость окраски. Поэтому бабочек и называют чешуекрылыми. Чешуйки представляют собой измененные волоски и располагаются на крыле правильными рядами поперек крыла.

Бабочки очень изменчивы по размерам и окраске. Самки в размахе крыльев до 75 мм, с толстым массивным брюшком, на конце покрыты густыми бурыми волосками. На передних крыльях четыре поперечные черные зигзагообразные полосы. В срединной ячейке черная точка, а на поперечной жилке черное углообразное пятно. Бахромка передних и задних крыльев с черными пятнами. Усики черные, слегка гребенчатые [31]. У самца крылья - буровато-серые с широкими прерывистыми темными поперечными полосками

и бахромкой в темных пятнах по краю. Задние крылья у самца бурые, с темным краем и светлой бахромкой.

В начале массового размножения доминируют темноокрашенные бабочки с хорошо развитым рисунком у самок. Лёт бабочек непарного шелкопряда в июле, в средней полосе европейской части России он продолжается до середины августа. Следует отметить, что самки непарного шелкопряда, отягченные яичками, летают плохо, особенно в начале массовых размножений, когда плодовитость их стоит на высоком уровне, но переноситься сильным ветром они могут и на значительное расстояние [33].

В южных районах России кладки непарного шелкопряда можно встретить на всем стволе дерева. В периоды массовых размножений их можно найти на пнях, валежнике, камнях, стенах построек, столбах и заборах. В горных лесах самки размещают кладки на скалах, а в Приморье - на нижней части листьев. Плодовитость непарного шелкопряда зависит от эколого-популяционных и географических условий.

Самка обычно откладывает яйца в трещины и неровности коры комлевой части стволов деревьев на высоте 20 - 50 см от поверхности земли, переслаивая их волосками со своего брюшка, что придает кладке окраску от светло- до темно-коричневой.

Яйца шаровидные, слегка приплюснутые, желтоватые, позже буреющие, блестящие. Свежеотложенные кладки яиц выпуклые и на ощупь упругие; сохранившиеся с прошлого года - серые, пустые, на поверхности их видны маленькие отверстия, оставшиеся после выхода гусениц. В кладке, внешне напоминающей выпуклый кусочек войлока овальной или яйцевидной формы, содержится 300 - 450 яиц, а в отдельных случаях - до 1200 [31]. По фазам вспышки показатели яйцекладок непарного шелкопряда изменяются.

Большая часть яиц зимует выше линии снежного покрова, подвергаясь многодневному воздействию низких температур. При этом массовой гибели яиц от морозов обычно не наблюдается (выживают при температуре -25 - 30°C). [23]. Однако, затяжная осень и теплая зима, прерываемая сильными

оттепелями, отрицательно влияют на выживаемость эмбрионов и вызывают их повышенную смертность в яйце, а также снижают устойчивость к весенним заморозкам и болезням [31; 63].

Формирование гусениц в яйце происходит осенью, после чего они уходят в диапаузу. Выход гусениц из яиц в средней полосе начинается обычно в конце первой декады мая, на юге - несколько раньше: он почти всегда совпадает с наступлением устойчивой теплой погоды (при полуденных температурах выше $+10 - +25^{\circ}\text{C}$, а среднесуточных - выше $+6^{\circ}\text{C}$).

Способность гусениц первого возраста расселяться по ветру играет огромнейшую роль в динамике очагов, в их расширении, перемещении, исчезновении и в возникновении новых. Эта же способность дает им возможность отыскивать корм в тех случаях, когда самка откладывает яички на скалы, постройки, заборы, стволы деревьев, где для них нет корма [31].

Вылупившиеся гусеницы 16-ногие, светло-желтые, быстро темнеющие, с матово-черной головой, съедают оболочку яиц и несколько дней сидят кучками, а затем поднимаются по стволам, расползаются по кронам деревьев и начинают поедать листья [10]. По мере роста гусеницы достигают 4,5 - 7,5 см. Характерный признак - наличие на спинных сегментах тела волосистых бородавок: на первых пяти - по две синих, на следующих шести - по две красных, по бокам имеются более мелкие также волосистые красноватые бородавки (рисунок 1Б).

Средневозрастные и взрослые гусеницы чаще серого цвета. Но общая их окраска может быть различной - от светлой желтовато-коричневой до темной бархатисто-черной [11]. Гусеницы, развивающиеся в самцов, линяют четыре раза и проходят пять возрастов, а развивающиеся в самок линяют пять раз и имеют шесть возрастов [3;4].

Для развития гусениц сумма среднесуточных температур должна быть около 650 - 700 $^{\circ}\text{C}$. При оптимальных условиях развитие может заканчиваться в 34 - 40 дней, при менее благоприятных - в 50 - 80 дней [27].

Гусеницы окукливаются во второй половине июня среди листьев, в развилках ветвей и трещинах коры на стволах деревьев. Перед окукливанием гусеницы обычно собираются большими группами и оплетают редкой паутиной остатки съеденных листьев, образуя своеобразные гнезда [30].

Куколки темно-бурые, матовые или со слабым блеском с рыжими короткими и редкими пучками волосков. Длина куколок до 3,7 см. Через 2 - 3 недели из куколок отрождаются бабочки. Генерация однолетняя [28].

Вспышки массового размножения наблюдаются ежегодно в тех или иных частях ареала. Часто они носят местный характер и образуют очаги на небольших площадях, иногда же распространяются на огромных пространствах, захватывая несколько ландшафтно-географических зон. Вспышки массового размножения непарного шелкопряда обычно возникают после 2 - 3 засушливых лет и совпадающих с ними суровых зим с высоким снежным покровом [79].

Непарный шелкопряд является резко выраженным сухолюбивым и светолюбивым насекомым. Первичные очаги его вспышек возникали в более старых изреженных насаждениях, полезащитных полосах и по южным опушкам более полных древостоев, состоящих из ранней формы летнего дуба или березы, а по поймам рек - в насаждениях из тополя или ветлы старше 20 лет. Еще чаще резервации непарного шелкопряда, превращающиеся в первичные очаги, могут быть приурочены к насаждениям, расположенным в непосредственном соседстве с поселками или вблизи таковых [15].

Во всех случаях резервации и очаги характеризовались физически и физиологически сухими условиями роста (сухие супеси, солонцы, солонцеватые суглинки, торфяники, заболоченные почвы и др.), крайней обедненностью защитными свойствами насаждений как биоценозов (птицы, хищники, паразиты и болезни), ослабленностью самих деревьев [33].

Вторичные очаги создавались в насаждениях более полных, более молодых, более сохранившихся, более сложных по составу и ярусности,

относящихся к группе свежих дубрав, расположенных по западным и восточным склонам гор, менее прогреваемым и более влажным.

Распространение очагов непарного шелкопряда вверх по долинам горных рек определяется направлением господствующих ветров. Следует подчеркнуть, что бабочки - самки южно-сибирских популяций непарного шелкопряда отличаются повышенными летными способностями. Высокая миграционная активность обуславливает широкое распространение очагов непарного шелкопряда в горных лесах Южной Сибири [28].

Общая продолжительность вспышек в одном и том же насаждении 7-8 лет при 2-3-летней длительности второй фазы [44]. Нередки и затяжные вспышки.

По частоте вспышек и степени поврежденности в пределах ареала непарного шелкопряда на территории европейской части России выделены три зоны: незначительного вреда, периодически интенсивного вреда и перманентного вреда [18].

Климатические условия - важнейший фактор, определяющий пространственное распространение непарного шелкопряда, уровень численности его популяций и степень вредоносности. В регуляции плотности его популяций большую роль играют энтомофаги и болезни. В снижении численности непарного шелкопряда заметную роль играют птицы [58].

Непарный шелкопряд относится к весенне-летней фенологической группе хвое- и листогрызущих насекомых. Одна из важных особенностей, увеличивающая его вредоносность - многоядность.

Вся тяжесть обеспечения энергетическим материалом всех стадий развития непарного шелкопряда - яйца, куколки, взрослой особи - лежит на гусенице. Отсюда и такой длительный период питания гусениц - 2-2,5 месяца. Каждая гусеница за свою жизнь съедает в 8-10 раз больше по весу листьев, чем весит развивающаяся из нее куколка [60]. Гусеницы едят не экономно, особенно в двух последних возрастах, огрызки листьев падают на землю и составляют около 1/3 того количества листьев, которое потребляется

гусеницами на питание [42]. В связи с этим наносимый гусеницами вред в мае мало заметен и компенсируется приростом листьев, в июне же он быстро возрастает. Однако в перенаселенных гусеницами насаждениях все листья могут быть объедены уже во второй половине мая.

Несмотря на восстановление в середине лета листвы у деревьев, поврежденных непарным шелкопрядом, негативными последствиями многократного повреждения (2 - 3 года и более) становятся увеличение текущего отпада в насаждениях и заметное снижение прироста живых деревьев. Многократное повреждение насаждений непарным шелкопрядом приводит их к прогрессирующей суховершинности [27].

Гусеницы непарного шелкопряда повреждают более 300 видов растений, в том числе (кроме почти всех лиственных пород) некоторые хвойные породы - лиственницу, сосну, пихту, также плодовые деревья и кустарники, культурные злаки, клюкву, бруснику, землянику, осоку и другие травянистые растения. Наиболее плодовитое и жизнеспособное потомство непарного шелкопряда получается при питании гусениц листьями дуба, плодовых пород и тополя [2]. В северных районах излюбленные породы - осина и береза, особенно в зонах мелколиственных лесов и лесостепи Сибири. Древовидные ивы, тополя, ильмовые и черемуха - в пойменных лесах; бук и граб - в горных лесах Карпат, Крыма и Кавказа; разные виды лиственниц - в горах Урала, Саян, Республики Бурятия и Читинской области; пихта, лиственница, сосна и кедр - в лесах горного Алтая; ель, пихта, яблоня, груша и клен - в горных лесах Средней Азии. За счет этих основных кормовых пород протекает успешное развитие и размножение данного вида в местных условиях.

Таким образом, непарный шелкопряд относится к насекомым эруптивным открытоживущим, которые при определенном соотношении с численностью энтомофагов «ускользают» от естественных врагов. Изучение динамики численности этого вида показало, что она приобретает характер вспышек массового размножения [18].

1.4 Боярышница *Aporia crataegi* L.

Aporia crataegi L. Относится к группе хвое- и листогрызущих вредителей, имеющих локальное значение, вспышки размножения которой охватывают незначительные территории. Повреждает лиственные породы, легко восстанавливающиеся от нанесенных повреждений, хотя и несущие потери в приросте и плодоношении [35].

Свое название бабочка-боярышница *Aporia crataegi* L. получила от боярышника - одного из тех растений, на которых выкармливаются её гусеницы (рисунок 2). Однако чаще её гусеницы объедают листья черёмухи и рябины, а также различных дикорастущих и культурных плодовых деревьев [8; 35].



Рисунок 2 - Внешний вид бабочки *Aporia crataegi* L. (по Гричанову И.Я.)

Длина переднего крыла бабочек до 35 мм. Размах крыльев 50-65 мм. Окраска крыльев белая, с выраженными чёрными жилками, передние - с закругленной вершиной. Усики булабовидны. Крылья однотонно белые с черными жилками. По краям крыльев проходит тонкая черная линия. Чешуйчатый покров слабый, в результате чего крылья самок полупрозрачны. У самцов чешуи отсутствуют только по периферии крыла. Грудь и брюшко темные, покрыты светлыми волосками [31].

В России распространена по всей европейской части, в Сибири и на Дальнем Востоке (Амурская, Сахалинская, Камчатская области, Хабаровский и Приморский края) [35].

Боярышница имеет годовую генерацию, охватывающую весь летний, часть осеннего и весенний период следующего года.

Яйца откладываются кучками, одна самка откладывает от 60 до 100 удлиненно-яйцевидных жёлтых яичек чаще на верхнюю сторону листьев различных деревьев. За две-три недели своей короткой жизни самка может отложить до 500 яиц. Яйца, с притупленной вершиной и продольной ребристостью, располагаются стоймя. Продолжительность развития яиц 10 - 20 дней [12].

Гусеница боярышницы длиной до 4,5 см, пепельно-серого или синевато-серого цвета, с темной головой, на спине чёрная с двумя широкими оранжевыми или буроватыми продольными полосками и негустым покровом из мелких светлых волосков. Бугорки и бородавки на теле слабо заметны. В процессе развития гусеницы линяют четыре раза и проходят пять возрастов. Развитие молодых гусениц идет медленно. Начинают быстро расти после последней линьки [11].

Гусеницы держатся колониями, плетут паутинку и под ее защитой объедают листья; активно питаются около трех недель. С середины июля гусеницы начинают устраивать «зимние гнезда» из нескольких стянутых паутинкой засохших листьев, а внутри гнезда каждая гусеница находится в отдельном коконе из паутины. В течение августа они находятся в состоянии покоя и остаются зимовать в гнездах. Зимуют гусеницы 2-3 возрастов по 10-70 особей в гнезде. Гнезда прочно прикреплены шелковиной к ветвям и всю зиму висят на деревьях [14].

Весной во время распускания почек гусеницы выходят из укрытий, вначале выгрызают почки, а затем объедают листья и цветки растений. Позднее они скелетируют листья, оставляя только сетку жилок. Гусеницы младших возрастов живут и питаются вместе выводком, гусеницы 5 возраста ведут одиночный образ жизни [10].

Окукливаются они в конце весны (на юге) - начале лета на ветках и стволах деревьев, где они питались. Окукливаются открыто, без кокона,

прикрепившись пояском из шелковинки к веточке, кверху головой. Куколки длиной до 2,5 см., светло-желтые с черными пятнами и точками, расположенными в беспорядке и рядами: двумя поперек крыловых покровов, а на спине несколькими продольными. Вдоль брюшка снизу идет черная полоска. Фаза куколки длится около 2 недель [35].

При выходе из куколки бабочка выделяет капельку красной жидкости (мекониум), которая застывает на деревьях и кустах (упоминаемый в некоторых источниках, как «кровавый дождь») [28]. Бабочки выходят из куколки в июне, а на юге уже в мае, лет продолжается до конца июля. Перед откладкой яиц бабочкам требуется дополнительное питание нектаром цветков и вода. В жару они скапливаются у прудов, луж, ручьев, садятся на землю и, развернув хоботки, пьют воду. Сами бабочки никакого вреда плодовым, ягодным или другим растениям не приносят, т.к. питаются нектаром цветущих растений, опыляют их [42].

Для боярышницы характерны резкие колебания численности. Она неожиданно появляется в массовых количествах, а затем также внезапно исчезает. Всплеск численности боярышниц наблюдается каждые 10-15 лет. Ограничивают распространение вредителя - сочетание высокой температуры и отсутствие влаги, а также естественные враги: разные птицы, особенно синицы, древесные клопы; немало их гибнет и от паразитных наездников, которых в этой гусенице живет несколько видов [34; 59].

Гусеницы повреждают почки, бутоны и листья яблони, груши, сливы, вишни, черешни, айвы, алычи, терна, абрикоса, персика, боярышника, ирги, рябины, а также дикорастущих древесных розоцветных растений [70]. Кроме того, они были отмечены на винограде, грецком орехе и др. растениях, а в Сибири и на Дальнем Востоке – на голубике [8]. В годы массовых размножений гусеницы могут полностью оголять деревья. Повышенная численность боярышницы в степи и лесостепи отмечена в области устойчивых осадков за июнь и июль более 70 мм, или годового объема осадков более 700 мм. Боярышница как вредитель садовых растений имела экономическое значение в

промышленных садах до середины 20 века. С повышением уровня агротехники и регулярной борьбой с вредными чешуекрылыми этот вид потерял свое экономическое значение.

В условиях пригородных насаждений г. Красноярска боярышница повреждает черемуху, произрастающую по берегам рек и ручьев, а также дефолирует искусственные насаждения яблони, ирги и других видов плодовых растений.

Исследования, посвященные боярышнице, немногочисленны, охватывают разные аспекты [29; 34]. В большинстве своем они отражают особенности фенологии и биологии этого вида в различных частях его ареала. Однако вопросы динамики численности боярышницы и оценка взаимодействия ее с кормовыми растениями остаются мало изученными.

2. Район и методы исследования.

2.1 Характеристика района исследований

Гусеницы боярышницы были собраны в зарослях черемухи обыкновенной, произрастающей на территории Емельяновского района. Емельяновский район расположен к западу от города Красноярска. Площадь территории - 7440 км².

Климат района резко континентальный, формируется под воздействием воздушных масс, приходящих с запада, севера, юга. Весной и осенью характер погоды неустойчив. Самый холодный месяц январь: -17°C, самый жаркий месяц июль: 18,4°C. Согласно природно-сельскохозяйственному районированию Емельяновский район входит в лесостепную зону Западно-Сибирской провинции. Район характеризуется сложным рельефом - равнинно-увалистым.

Растительность на территории поселения распределяется неоднородно. Пойменная терраса р. Кача представляет собой ровную поверхность, местами заросшую луговыми травами и кустарником, распространенными также по склонам холмов и оврагов. На территории поселения, особенно в западной части, распространены смешанные леса.

Высота места вокруг Качи уже достаточно велика, что обуславливает и характер растительности и разнообразные формы леса: сосновые боры, березняки, чистые осинники, черемуховые лога, грибные склоны холмов, пруды на лесных ручьях. На южных склонах на неделю раньше начинается весна, распускаются деревья и зеленеют травы. Часто уже в конце марта южные склоны свободны от снега, а в середине апреля распускаются первые цветы - алтайская ветреница, мать-и-мачеха, прострелы, чуть позже первоцветы, камнеломки, хохлатки, фиалки.

В тайге у скал есть включения необычной для этой зоны растительности: чабрец, редкие виды таволги. По ручьям, впадающим в Качу, по пойме и террасам много ягодных кустарников, черемухи.

Лесостепные ландшафты в отношении растительного покрова характеризуются как луговые степи и остепненные луга в сочетании с березовыми и сосново-лиственничными лесами. Широко распространены в лесостепях кустарники. Наиболее часто встречаются: кизильник черноплодный (*Cotoneaster melanocarpa*), шиповник иглистый (*Rosa acicularis*), таволги - средняя и дубровколистная (*Spiraea media*, *S. chamaedryfolia*), акация желтая (*Caragana arborescens*), боярышник кроваво-красный (*Crataegus sanguinea*).

Гусеницы непарного шелкопряда были собраны в разнотравных березняках Покровского лесничества Каменск - Уральском района Свердловской области. Покровское лесничество находится в 90 км от г. Екатеринбурга. Район исследований является северной частью ареала зауральской географической популяции непарного шелкопряда, где фактическая периодичность вспышек массового размножения непарного шелкопряда составляет 20-25 лет.

Основные породы - берёза повислая и берёза пушистая. Особенности древостоев Каменск-Уральского района являются отсутствие подроста, значительное количество деревьев порослевого происхождения, вырубка леса, высокая рекреационная и пастбищная нагрузка [39].

2.2 Объекты и методы исследования

Рост гусениц насекомых зависит от объема и доступности корма для особей. Эффективность потребления корма у насекомого выражается в соотношении между массой потребляемого гусеницами в процессе роста корма и приростом биомассы гусеницы. Численно баланс прихода и расхода веществ у отдельной особи можно определить, измеряя массу потребленного корма, массу вещества, которое организм выделил во внешнюю среду, и прирост биомассы особи.

Многочисленные эксперименты по выкармливанию гусениц насекомых в лабораторных условиях показали существование зависимости между

количеством потребленного корма и массой потребляющей этот корм гусеницы [3; 4; 6; 20; 22; 24; 41; 56].

Закономерности баланса потребления корма гусеницами насекомых описаны в модели оптимального использования потребления и распределения энергетических ресурсов животными [19; 45; 46].

Обычно в балансовых экспериментах для расчетов используют показатели сухого веса гусениц, корма и экскрементов [6]. Однако в наших экспериментах с длительными наблюдениями, при которых невозможно определить сухой вес особей в продолжающемся эксперименте, для расчетов эффективности потребления корма использовались показатели массы гусениц, корма и экскрементов, включая содержащуюся в них воду. Такой выбор был обусловлен тем, что оценки эффективности потребления, рассчитанные по данным о сыром и сухом весе корма и гусениц, мало отличаются [53].

Действительно, пусть $(1-\alpha)$ - доля воды в единице массы гусеницы, а $(1-\beta)$ – доля воды в единице массы корма ($0 < \alpha, \beta < 1$). Тогда разность показателей q и q_d эффективности потребления корма соответственно при расчетах в сыром и сухом весе составит $q - q_d = \frac{M}{E} - \frac{\alpha}{\beta} \frac{M}{E} = \frac{M}{E} \left(1 - \frac{\alpha}{\beta} \right)$. Различий между q и q_d нет, если выражение $\left(1 - \frac{\alpha}{\beta} \right) \rightarrow 0$ или $\frac{\alpha}{\beta} \rightarrow 1$. Пусть $\alpha - \beta = \Delta$. Тогда отношение $\frac{\alpha}{\beta}$ можно представить как $\frac{\beta + \Delta}{\beta} = 1 + \frac{\Delta}{\beta}$. Доли воды в листьях хвойных и лиственных пород и в гусеницах (в частности, в гусеницах боярышницы) близки - 65-70% от общей массы [32], поэтому $\Delta \ll \beta$ и отношение $\frac{\Delta}{\beta}$ порядка 0.1, то есть показатели эффективности потребления корма при различных способах измерения веса различаются в пределах 10%, что вполне приемлемо в полевых экспериментах, особенно если учесть, что при измерениях сухого веса гусениц в динамическом эксперименте используются показатели содержания воды у гусениц в контрольной группе. Но тогда при оценке сухого веса гусениц в динамическом эксперименте возникает неизвестная по величине расчетная

ошибка, связанная с тем, чем сухой вес гусениц в эксперименте определяется по средним показателям содержания воды в гусеницах контрольной группы, безусловно, не совпадающим с показателями содержания воды у отдельной гусеницы в эксперименте.

В связи с этим абсолютно сухой вес гусениц в эксперименте не определялся. Естественно, в ситуации, когда сухой вес гусениц не измерялся, нет смысла оценивать сухой вес корма и экскрементов и для верификации модели оптимального потребления корма насекомыми нами использовались данные о массе гусениц корма, экскрементов, включавшие вес воды в образцах [53].

Всего было собрано около 100 гусениц боярышницы старших возрастов, из которых 50 гусениц были помещены в садки.

Процедура исследования энергетического баланса гусениц боярышницы состояла в следующем. Каждая гусеница взвешивалась (рисунок 3), определялся ее возраст, после чего она размещалась в отдельном садке (стаканчике), где и воспитывалась до образования имаго. Садки плотно закрывались многослойной марлей. В каждый садок также были помещены веточки кормовых растений (черемухи обыкновенной). Гусениц выкармливали листьями черемухи в лабораторных условиях при температуре 22-24°C. Измерения по каждой гусенице заканчивались, когда гусеница окукливалась.

Плодовитость самок определялась прямым путем. Для определения плодовитости у имаго самок производился подсчет яичек в яйцевых путях. Для этого зафиксированные на парафиновой подложке самки боярышницы вскрывались тонким стеклянным манипулятором и подсчитывались яйца в яйцеводах.



Рисунок 3 – Взвешивание гусеницы боярышницы на весах марки Saracuity.

Ежедневно нами производились следующие действия:

- взвешивание имеющегося в каждом садке остаточного корма;
- взвешивание экскрементов;
- взвешивание экзувия (личиночной шкурки), если за время между измерениями гусеница линяла;
- определение текущего веса гусеницы и помещения ее в тот же пронумерованный садок;
- взвешивание новой порции корма и помещение его в садки.

После всех манипуляций с объектами, садки опять плотно закрывались, в данном случае многослойной марлей, до следующего измерения.

Для анализа баланса потребления корма и оценки эффективности питания гусениц боярышницы была использована следующая процедура расчетов [73] (таблица 1).

Таблица 1 - Процедура расчетов баланса потребления корма гусеницами боярышницы.

Момент времени	Масса гусеницы М	Масса личиночной шкурки L	Масса экскрементов К	Масса нового корма E	Масса оставшегося корма W
T	M(T)	L(T)	K(T)	E(T)	W(T)
T+ΔT	M(T+ΔT)	L(T+ΔT)	K(T+ΔT)	E(T+ΔT)	W(T+ΔT)

Данные двух смежных измерений в моменты времени T и T+ΔT:

1. Уравнение баланса массы или куда уходил корм, заложенный в момент времени T: съеденная масса корма

$$\Delta E = E(T) - W(T + \Delta T). \quad (1)$$

2. Использовано для метаболизма и биосинтеза новой массы за время между смежными учетами: использованная масса R равна разности массы съеденного корма и массы экскрементов в учете (T+ΔT):

$$R = \Delta E - K(T + \Delta T) \quad (2)$$

3. Эффективность усвоения корма – отношение использованного корма к общей массе съеденного корма:

$$p_1 = \frac{R}{\Delta E} \quad (3)$$

4. Прирост массы гусеницы:

$$\Delta M = M(T + \Delta T) - M(T) \quad (4)$$

5. Эффективность биосинтеза – отношение синтезированной биомассы (плюс масса экзuvia – если он есть) к массе использованного корма:

$$p_2 = \frac{\Delta M + L(T + \Delta T)}{R} \quad (5)$$

Величины p_1 и p_2 - характеризуют процесс потребления корма и роста особей.

Потребление корма и его усвоение гусеницами всех возрастов определяли “гравиметрическим” балансовым методом, классическое название метода - весовой анализ [10; 78; 72].

Гусеницы непарного шелкопряда (125 особей) трех фенотипов - темного, серого и рыжего - выращивались в лабораторных условиях на искусственной питательной среде при постоянной температуре 27 градусов, влажности воздуха 60%. Смертность гусениц уже в I возрасте составила 14,4% (18 гусениц). Таким образом, измерения проводились по 107 гусеницам (72 самкам и 35 самцам).

У гусениц, содержащихся индивидуально, учитывались следующие показатели: ежедневно масса гусеницы, масса нового корма, масса оставшегося корма и масса экскрементов, а также пол и фенотип. Фенотип гусеницы

определялся по преобладающей окраске гиподермы на последнем личиночном возрасте.

По материалам экспериментов по потреблению корма гусеницами непарного шелкопряда были выполнены расчеты эффективности потребления корма гусеницами непарного шелкопряда, произведены расчеты для определения плодовитости имаго по массе куколки [55].

Различия показателей потребления корма гусеницами одного пола, но разных фенотипов оценивались с помощью t-критерия Стьюдента [38] .

3 Результаты исследований и их обсуждение

3.1 Модель оптимального потребления корма насекомыми

Для описания закономерностей потребления корма насекомыми-филлофагами была использована модель оптимального потребления корма [19; 45; 46].

На рисунке 4 приведена схема распределения общей энергии E , получаемой гусеницей при потреблении корма. $E_0 = (1-p_1)E$ - энергия, ушедшая с экскрементами, $E_1 = p_1E$ - энергия, потребленная личинкой, $E_2 = p_2E_1 = p_2p_1E$ - энергия, трансформировавшаяся в биомассу гусеницы (включая экзувий), E_3 - метаболические затраты и E_4 - энергия, затраченная при перемещении особи в поисках корма.

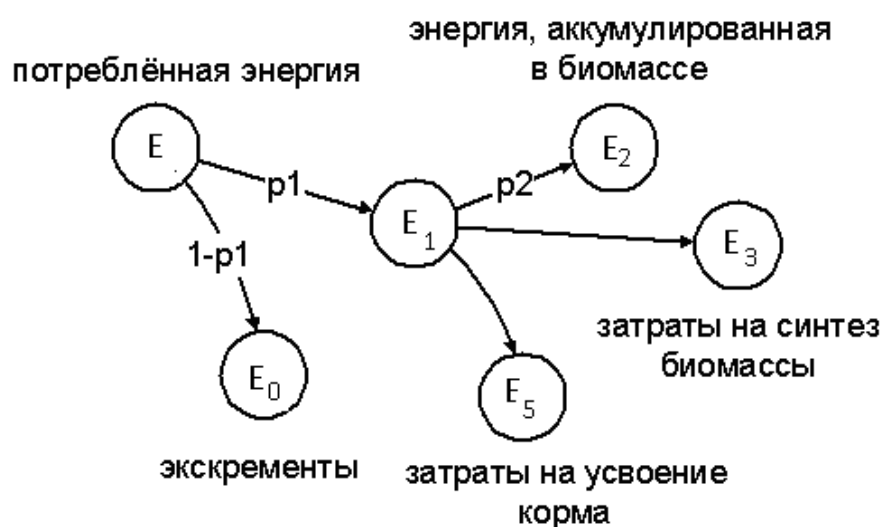


Рисунок 4 - Балансовая схема энергетического потребления корма гусеницей
(Суховольский и др., 2008)

Величины E , E_0 , E_1 , E_2 можно определить в экспериментах по контролируемому выкармливанию гусениц. Затраты энергии на метаболизм представляется как сумма затрат на усвоение корма E_5 , и затрат на поддержание роста личинки E_6 . Тогда балансовое уравнение для распределения энергии E ,

получаемой особью с кормом в ходе лабораторных экспериментов по выкармливанию гусениц, записывается следующим образом:

$$E = (1 - p_1)E + ap_1^2E + p_1p_2E + bp_1p_2 + f(m, E) \quad (6)$$

где $(1 - p_1)E$ - энергия, выделенная с экскрементами; ap_1^2E - затраты на подготовку корма и трансформацию ее в пригодный для потребления вид; p_1p_2E - энергия, трансформированная в биомассу особи; bp_1p_2E - метаболические затраты на рост особи; $f(m, E)$ - затраты на перемещение гусеницы в поисках корма.

Модель (6) можно использовать как для анализа энергетического баланса гусеницы за весь период ее развития, так для анализа энергетики питания в отдельных возрастах гусениц.

В экспериментах по выкармливанию гусеницы содержатся в небольших по объему садках и им регулярно подается корм. В этих условиях перемещение гусеницы в поисках корма сведено к минимуму и можно полагать, что $f(m, E) \rightarrow 0$. Тогда из (6) после простых преобразований получается:

$$1 = ap_1 + (b + 1)p_2 \quad (7)$$

Уравнение (7) характеризует энергетический баланс личинки в относительных единицах. В плоскости $\{p_1, p_2\}$ уравнение (7) описывает прямую, пересекающая ось абсцисс в точке $1/a$, а ось ординат - в точке $1/(1+b)$. Можно говорить, что прямая (7) есть геометрическое место всех возможных по энергетическим соображениям значений p_1 и p_2 . В экономике прямую (7) называют прямой бюджетных ограничений для системы, потребляющей два продукта, а коэффициенты a и $(1+b)$ отождествляются с ценами этих продуктов [46].

Прямая (7) накладывает ограничения на значения p_1 и p_2 , но не позволяет вычислить их значения (нельзя найти значения двух неизвестных, если известно только одно уравнение, связывающее эти величины). Для определения этих показателей необходимо дополнительное уравнение. Предполагается, что

процесс потребления корма гусеницами насекомых оптимален, когда в ходе этого процесса обеспечивается максимальная (при прочих равных условиях) эффективность q потребления корма:

$$q = \frac{p_1 p_2 E}{E} = p_1 p_2 \rightarrow \max \quad (8)$$

Произведение $p_2 p_1$ есть доля от общей энергии E потребленного корма. В плоскости $\{p_1, p_2\}$ геометрическим местом всех возможных по экологическим соображениям значений p_1 и p_2 является гипербола $p_2 = \frac{q}{p_1}$. Объединяя энергетические и экологические соображения, можно заключить, что величины p_1 и p_2 должны быть такими, чтобы произведение $p_1 p_2$ было максимальным при учете бюджетного ограничения (7) на значения p_1 и p_2 .

Величина q имеет смысл, при условии, что выполняются условия:

$$p_1 > 0; p_2 > 0 \quad (9)$$

Из (7) можно получить значение p_2

$$p_2 = \frac{1}{b+1} \cdot (1 - ap_1) \quad (10)$$

Так как $p_2 > 0$, то должно выполняться условие

$$(1 - ap_1) > 0 \quad (11)$$

Выразим (8) с учетом (10) и при условии, что выполняется условие (11):

$$q = p_1 p_2 = \frac{1}{b+1} \cdot p_1 (1 - ap_1) \rightarrow \max \quad (12)$$

Оптимальные значения \hat{p}_1 и \hat{p}_2 , при которых значение q максимально, легко находятся из условий $\frac{dq}{dp_1} = 0$ и $\frac{d^2 q}{dp_1^2} < 0$:

$$\hat{p}_1 = \frac{1}{2a}; \quad \hat{p}_2 = \frac{1}{2(b+1)} \quad (13)$$

Если из результатов экспериментов по выкармливанию гусениц можно рассчитать величины p_1 и p_2 , то можно определить экологическую цену $a = \frac{1}{2\hat{p}_1}$ подготовки корма и экологическую цену $(b+1)$ синтеза биомассы особи $b+1 = \frac{1}{2\hat{p}_2}$.

Если экологическая цена подготовки корма велика, то возможна ситуация, когда условие (11) перестает выполняться. Фактически это означает, что затраты на подготовку корма превосходят энергию, поступающую с кормом. Невыполнение условия (11) ведет к гибели особи – потребителя корма [19].

Таким образом, модель оптимального потребления позволяет оценить такие характеристики, как экологические цены потребления корма, определить эффективность потребления и риск гибели особи.

3.2 Баланс потребления корма гусеницами боярышницы

В период с 24 мая по 20 июня 2013г. гусеницы боярышницы завершали цикл питания, окукливались, а затем из куколок вылетали бабочки. В таблице 2 представлены сроки прохождения завершающих стадий жизненного цикла боярышницы в условиях лабораторного эксперимента.

Таблица 2 - Фенограмма развития боярышницы

Год	Месяцы					
	Май			Июнь		
	Декады					
1	2	3	1	2	3	
2013			—	—	—	

Продолжение таблицы 2

Год	Месяцы					
	Май			Июнь		
	Декады					
2013						
				+	+	

Условные обозначения: — - гусеница, | - куколка, + - имаго.

На рисунке 5 представлен график изменения массы гусениц боярышницы №3 и №12 до момента окукливания. На 24 мая 2013 г. гусеница №3 имела V возраст, массу – 0,10 г. Окукливание произошло 04 июня 2013 г. При этом масса куколки составила – 0,33 г. Из данной особи появился имаго (самец) 14 июня 2013 г. На 24 мая 2013 г. гусеница №12 имела пятый возраст, массу - 0,09 г. Окукливание данной произошло 05 июня, масса куколки составила – 0,27 г. Бабочка (самка) появилась 17 июня 2013 г.

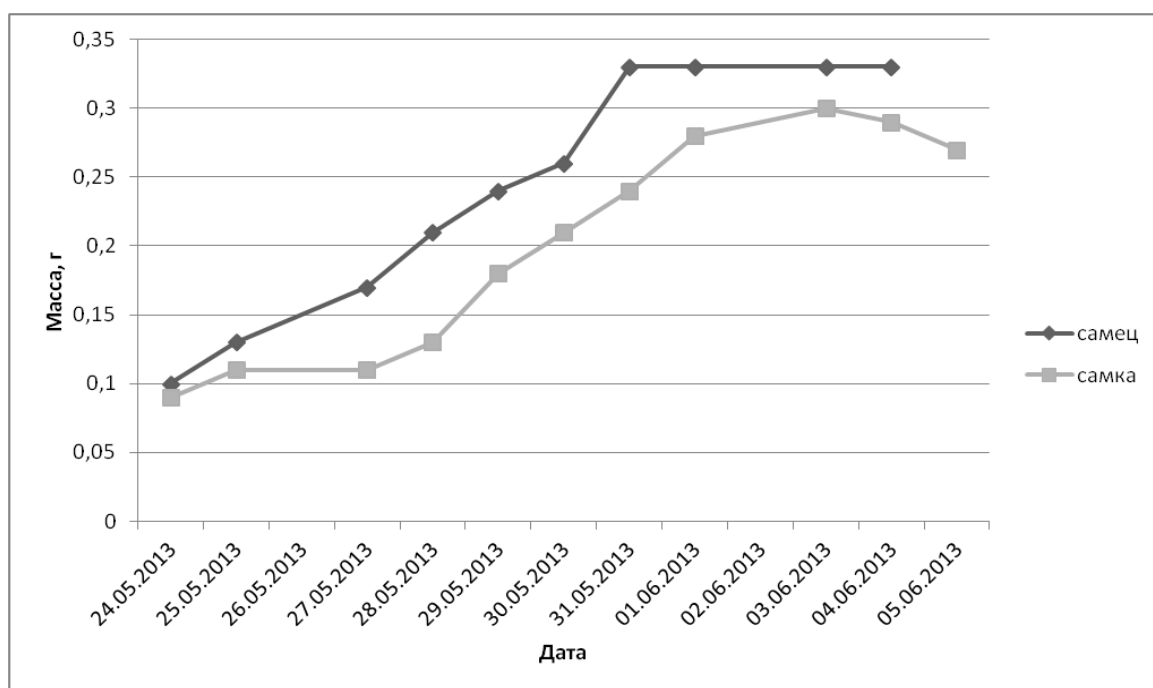


Рисунок 5 - Динамика роста гусениц боярышницы №3 и №12 в лабораторных условиях

За время проведенных исследований из 50 гусениц до стадии имаго дожили 44 гусеницы. Смертность, таким образом, составила 12%.

Для каждой особи оценивались сроки прохождения стадий цикла, масса куколок. По мере появления из куколок имаго, нами определялся пол бабочки. У имаго самок производился подсчет яиц в яйцевых путях. У имаго самок средняя плодовитость составила - 83 яйца. При этом минимальная плодовитость бабочек в эксперименте составила - 50 яиц, максимальная - 97 яиц.

Сравнительные характеристики особей боярышницы представлены в таблице 3.

Таблица 3 – Сравнительные характеристики особей разного пола боярышницы

Характеристики особей боярышницы	Пол особей	
	самцы	самки
Средняя продолжительность жизненного цикла от V возраста гусениц до вылета имаго, дни	21	25
Средняя длительность стадии куколки, дни	11	12
Средняя масса одной куколки, г. $X \pm m$; коэффициент вариации V%	$0,26 \pm 0,008$; V%=18	$0,24 \pm 0,014$; V%=20
Средняя масса гусениц перед окукливанием, г. $X \pm m$; коэффициент вариации V%	$0,27 \pm 0,008$; V%=18,2	$0,26 \pm 0,012$; V%=16,2
Численность особей каждого пола на стадии куколки, шт.	33	11
Средняя плодовитость имаго, шт.	-	83

Как видно из таблицы 3, сроки развития гусениц для особей, которые на стадии куколки определяются как самец - 21 день, определяемые в дальнейшем как самки - 25 дней. Средняя продолжительность развития особи на стадии куколки для самца - 11 дней, для самки - 12 дней. Таким образом, для развития имаго самки на любой стадии затрачивается больше дней, чем для развития самцов.

Средняя масса гусениц перед окукливанием, из которых появились имаго - самцы, составила 0,27 г. Средняя масса для группы из 11 гусениц, из которых появились бабочки - самки перед окукливанием составила 0,26 г. Средняя масса куколок перед появлением имаго - самцов - 0,26 г; средняя масса куколок перед появлением имаго - самок - 0,24 г. Средняя масса и гусениц и куколок, из которых появились имаго - самцы, превышает среднюю массу гусениц и куколок при появлении имаго - самок.

Далее, на основе полученных данных, нами были вычислены общие показатели для составления баланса потребления корма отдельной гусеницей (таблица 4).

Таблица 4 - Баланс потребления корма отдельной гусеницей боярышницы

Расчеты в граммах

Номер гусениц	Пол	Начальная масса гусеницы	Конечная масса гусеницы	Масса всех экскрементов	Масса всех экзувиев	Масса всех остатков корма	Масса всего полученного корма
		M (T)	M(T+ΔT)	K	L	W	E
1	Самец	0,15	0,32	0,17	0,001	0,40	2,13
2	Самец	0,11	0,26	0,19	0,001	0,55	2,26
3	Самец	0,10	0,33	0,18	0,005	0,48	2,60
4	Самец	0,05	0,20	0,16	0,01	0,86	3,10
5	Самка	0,01	0,18	0,15	0,005	1,42	4,38
6	Самка	0,03	0,25	0,22	0,01	1,73	5,17
7	Самец	0,09	0,24	0,20	0,01	0,80	2,80
8	Самец	0,21	0,36	0,19	0,001	0,56	2,42
9	Самец	0,04	0,19	0,13	0,005	1,05	3,32
10	Самец	0,23	0,27	0,05	0,01	0,35	1,03
11	Самец	0,21	0,26	0,12	0,01	0,34	1,25
12	Самка	0,09	0,29	0,16	0,001	0,75	2,84
13	Самка	0,01	0,30	0,24	0,01	1,22	4,27

Продолжение таблицы 4

Номер гусениц	Пол	Начальная масса гусеницы	Конечная масса гусеницы	Масса всех экскрементов	Масса всех экзувиев	Масса всех остатков корма	Масса всего полученного корма
		M(T)	M(T+ΔT)	K	L	W	E
14	Самец	0,13	0,26	0,16	0,001	0,58	2,27
15	Мертвая	0,02	0,15	0,11	0,005	1,48	4,57
16	Самец	0,19	0,27	0,16	0,01	0,52	1,77
17	Самец	0,13	0,29	0,15	0,001	0,84	2,83
18	Самец	0,09	0,30	0,20	0,001	0,79	2,87
19	Самец	0,17	0,26	0,13	0,005	0,75	2,5
20	Мертвая	0,06	0,31	0,19	0,005	0,64	3
21	Самка	0,02	0,25	0,21	0,005	1,59	4,78
22	Самец	0,11	0,30	0,18	0,001	0,53	2,25
23	Самец	0,16	0,32	0,12	0,001	0,54	2,02
24	Самец	0,24	0,27	0,08	0,01	0,33	1,10
25	Самец	0,09	0,26	0,15	0,005	0,66	2,45
26	Самка	0,14	0,31	0,18	0,005	0,86	3,23
27	Самка	0,06	0,26	0,13	0,005	1	3,31
28	Самка	0,06	0,30	0,17	0,001	0,63	2,91
29	Самка	0,08	0,26	0,16	0,005	0,96	3,58
30	Самец	0,05	0,21	0,13	0,005	1,23	3,74
31	Мертвая	0,04	0,05	0,01	-	0,63	1,30
32	Самец	0,18	0,37	0,18	0,005	0,55	2,48
33	Самец	0,17	0,30	0,15	0,001	0,41	2,08
34	Самец	0,26	0,35	0,07	0,02	0,31	0,92
35	Самец	0,08	0,25	0,16	0,001	1,03	3,13
36	Мертвая	0,21	0,31	0,12	-	0,33	1,68
37	Самец	0,09	0,15	0,12	0,005	1,06	3,15
38	Самец	0,15	0,24	0,15	0,005	0,64	2,21

Окончание таблицы 4

Номер гусениц	Пол	Начальная масса гусеницы	Конечная масса гусеницы	Масса всех экскрементов	Масса всех экзувиев	Масса всех остатков корма	Масса всего полученного корма
		M(T)	M(T+ΔT)	K	L	W	E
39	Самец	0,12	0,24	0,13	0,001	0,65	2,08
40	Самец	0,13	0,24	0,12	0,001	1,03	2,84
41	Мертвая	0,09	0,22	0,15	-	0,70	2,77
42	Самец	0,10	0,30	0,14	0,001	0,53	2,18
43	Самец	0,08	0,25	0,10	0,001	0,43	1,95
44	Мертвая	0,06	0,25	0,16	-	0,91	3,19
45	Самец	0,04	0,26	0,16	0,001	0,71	2,53
46	Самка	0,04	0,20	0,14	0,005	1,27	3,97
47	Самец	0,11	0,33	0,18	0,001	0,66	2,71
48	Самка	0,06	0,30	0,16	0,005	0,96	3,55
49	Самец	0,21	0,28	0,07	0,01	0,41	1,27
50	Самец	0,33	0,35	0,01	-	0,07	0,61

В результате проведенного эксперимента для каждой особи (11 самок и 33 самца) были получены следующие показатели: общая потребленная масса корма ΔE , использованная масса корма R , прирост массы гусеницы ΔM за время наблюдений, эффективность p_1 использования корма и эффективность p_2 биосинтеза (таблица 5).

Таблица 5 - Экологическая эффективность потребления корма

Номер гусениц	Пол или состояние особи	Общая съеденная масса корма, г., ΔE	Использованная масса корма, г., R	Эффективность усвоения корма, P_1	Прирост массы гусеницы за время наблюдений, г., ΔM	Эффективность биосинтеза, P_2
1	Самец	1,73	1,56	0,90	0,17	0,11

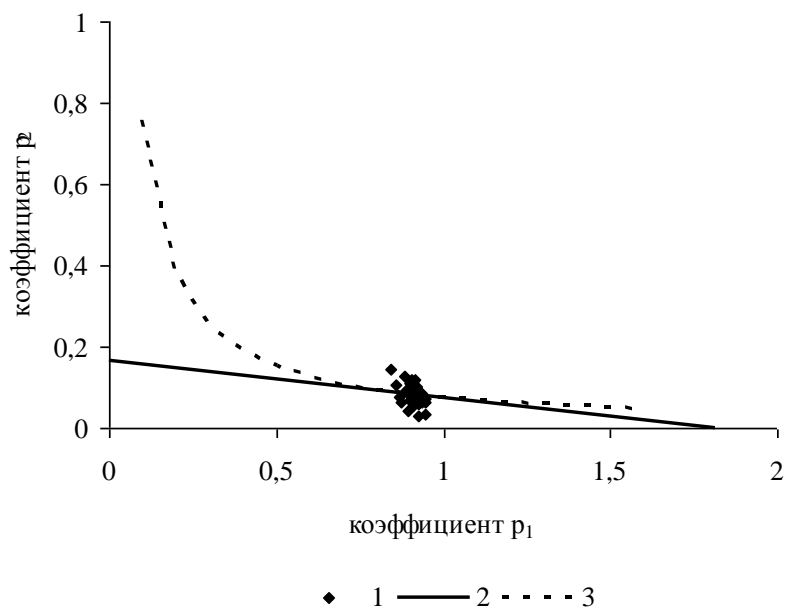
Продолжение таблицы 5

Номер гусениц	Пол или состояние особи	Общая съеденная масса корма, г., ΔЕ	Использованная масса корма, г, R	Эффективность усвоения корма, P ₁	Прирост массы гусеницы за время наблюдений, г., ΔM	Эффективность биосинтеза, P ₂
2	Самец	1,71	1,52	0,89	0,14	0,09
3	Самец	2,12	1,94	0,92	0,23	0,12
4	Самец	2,24	2,09	0,93	0,17	0,08
5	Самка	2,96	2,81	0,95	0,15	0,06
6	Самка	3,44	3,22	0,94	0,19	0,06
7	Самец	2	1,8	0,90	0,15	0,08
8	Самец	1,86	1,67	0,90	0,11	0,07
9	Самец	2,27	2,14	0,94	0,13	0,06
10	Самец	0,68	0,63	0,93	0,01	0,03
11	Самец	0,91	0,79	0,87	0,05	0,08
12	Самка	2,09	1,93	0,92	0,18	0,09
13	Самка	3,05	2,63	0,92	0,31	0,11
14	Самец	1,69	1,53	0,91	0,10	0,07
15	Мертвая	3,09	2,98	0,96	0,11	0,04
16	Самец	1,25	1,09	0,87	0,06	0,06
17	Самец	1,99	1,71	0,86	0,18	0,11
18	Самец	2,08	1,88	0,90	0,17	0,09
19	Самец	1,75	1,62	0,93	0,09	0,06
20	Мертвая	2,36	2,18	0,92	0,22	0,10
21	Самка	3,19	2,98	0,93	0,22	0,08
22	Самец	1,73	1,55	0,90	0,13	0,08
23	Самец	1,48	1,36	0,92	0,13	0,10
24	Самец	0,77	0,69	0,90	0,02	0,04
25	Самец	1,79	1,64	0,92	0,16	0,10
26	Самка	2,37	2,19	0,92	0,16	0,08

Окончание таблицы 5

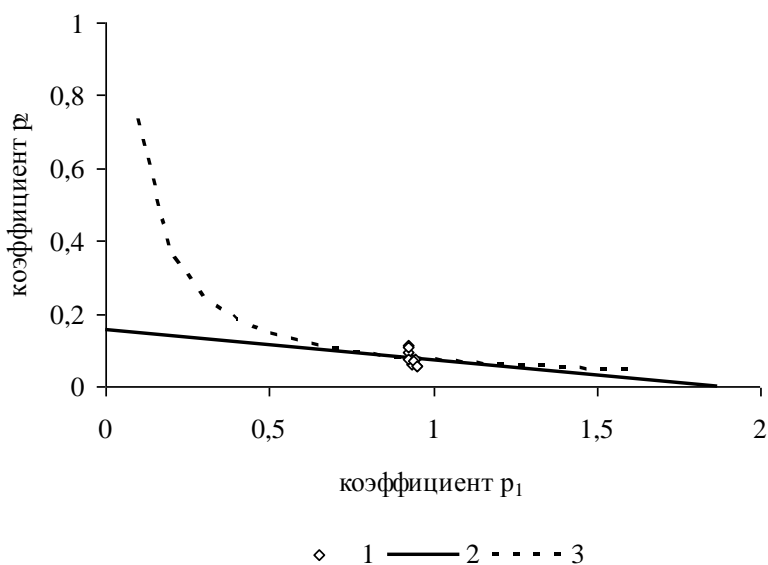
Номер гусениц	Пол или состояние особи	Общая съеденная масса корма, г., ΔЕ	Использованная масса корма, г, R	Эффективность усвоения корма, P ₁	Прирост массы гусеницы за время наблюдений, г., ΔМ	Эффективность биосинтеза, P ₂
27	Самка	2,31	2,18	0,94	0,16	0,08
28	Самка	2,26	2,09	0,92	0,23	0,11
29	Самка	2,64	2,48	0,94	0,17	0,07
30	Самец	2,51	2,38	0,95	0,17	0,07
31	Мертвая	0,67	0,66	0,98	0,01	0,02
32	Самец	1,93	1,75	0,91	0,20	0,12
33	Самец	1,67	1,52	0,91	0,11	0,07
34	Самец	0,61	0,54	0,89	0,05	0,13
35	Самец	2,1	1,94	0,92	0,14	0,07
36	Мертвая	1,35	1,23	0,91	0,10	0,08
37	Самец	2,09	1,98	0,94	0,06	0,03
38	Самец	1,57	1,42	0,90	0,10	0,07
39	Самец	1,43	1,30	0,91	0,07	0,05
40	Самец	1,81	1,69	0,93	0,11	0,07
41	Мертвая	2,07	1,92	0,93	0,10	0,05
42	Самец	1,65	1,39	0,84	0,20	0,14
43	Самец	1,52	1,42	0,93	0,12	0,09
44	Мертвая	2,48	2,32	0,94	0,17	0,07
45	Самец	1,82	1,66	0,91	0,19	0,12
46	Самка	2,70	2,56	0,95	0,14	0,06
47	Самец	2,05	1,87	0,91	0,18	0,10
48	Самка	2,60	2,44	0,94	0,19	0,07
49	Самец	0,86	0,79	0,92	0,03	0,10
50	Самец	0,54	0,53	0,98	-0,01	-0,02

На рисунках 6 и 7 для отдельных гусениц – самцов и самок боярышницы приведены значения коэффициентов p_1 и p_2 .



1 – данные для отдельных гусениц; 2 – уравнение бюджетных ограничений (2); 3 – кривая по уравнению (3) эффективности потребления корма

Рисунок 6 - Оптимальное потребление корма самцами боярышницы



1 – данные для отдельных гусениц; 2 – уравнение бюджетных ограничений (2); 3 – кривая по уравнению (3) эффективности потребления корма.

Рисунок 7 - Оптимальное потребление корма самками боярышницы

Как видно из рисунков 6 и 7, характеристики p_1 эффективности усвоения корма и величины p_2 эффективности синтеза биомассы сильно различаются у разных особей. Однако произведение $q=p_1 \cdot p_2$ для всех особей есть практически постоянная величина (таблица 6).

Таблица 6 - Показатели эффективности потребления корма гусеницами боярышницы

Показателя эффективности потребления корма	Самцы		Самки	
	Среднее	Ошибка среднего	Среднее	Ошибка среднего
p_1	0,91	0,004	0,93	0,003
p_2	0,08	0,005	0,08	0,006
a	0,55	0,003	0,54	0,002
$b+1$	6,75	0,504	6,71	0,517
$q=p_1 \cdot p_2$	0,08	0,004	0,07	0,006

Из таблицы 6 следует, что оптимизационное уравнение (8) можно использовать для описания связи между коэффициентами p_1 и p_2 .

Оценка эффективности потребления корма важна при оценке риска изъятия фитомассы деревьев насекомыми и определении плодовитости самок. Эффективность потребления корма гусеницей определяют две "цены" - "цена" a усвоения корма и "цена" $(b+1)$ синтеза биомассы особи. Из этого следует, что возможны две предельные стратегии потребления корма насекомыми. Первая стратегия состоит в использовании корма с высокой «ценой» усвоения, но низкой «ценой» синтеза биомассы гусениц. Если насекомыми используется первая стратегия, это, в частности, хорошо видно по большому количеству экскрементов насекомых в насаждении. Этот эффект наблюдается в ходе вспышек массового размножения сибирского шелкопряда [7; 26]. Расчеты по данным экспериментов по выкармливанию гусениц сибирского шелкопряда хвоей лиственницы сибирской дают значения цены усвоения корма $a = 0.90$, а цены синтеза биомассы $(b+1) = 3,18$ [7; 24].

Вторая, противоположная стратегия состоит в том, чтобы использовать корм с низкой «ценой» его усвоения насекомым, но высокой «ценой» синтеза биомассы особей. Именно такая стратегия характерна для гусениц боярышницы, у которых $a = 0.54 \div 0.55$, и $(b+1) = 6.71 \div 6.75$ (таблица 6). Таким образом, при почти одинаковой эффективности потребления корма: $q \approx 0.087$ для сибирского шелкопряда и $q \approx 0.075$ для боярышницы эти виды характеризуются сильно различающимися значениями экологических цен потребления корма.

В связи с двумя типами стратегии потребления корма насекомыми возможны и два типа вспышек массового размножения. Вспышки первого типа связаны с уменьшением массы особей в популяции в процессе развития вспышки, вспышки второго типа характеризуются увеличением массы особей в ходе вспышки [18].

Использование понятий "цен" потребления корма дает возможность определить реакцию насекомых на изменения характеристик кормовых растений [48]. Так, известно, что развитие антибиозных реакций листьев в ответ на их повреждения насекомыми приводит к увеличению "цены" усвоения корма при сохранении практического неизменного значения «цены» синтеза биомассы гусеницы [50]. А это ведет к соответствующему уменьшению величины эффективности потребления корма, к уменьшению относительной биомассы особей и плодовитости самок.

Эффективность потребления корма связана с плодовитостью самок [77]. Известно, что плодовитость самок лесных насекомых линейно связана с массой куколок или имаго [18]. В свою очередь, масса особей, как это показано ниже (таблица 7), зависит от эффективности потребления корма.

Таблица 7 – Показатели зависимости плодовитости самок боярышницы от величины эффективности потребления корма

Номер гусеницы	Масса потребленного корма ΔE за эксперимент, г.	Эффективность потребления корма q	Масса гусеницы в конце эксперимента, г	Масса куколки, г.	Плодовитость F , (яиц)
5	2,96	0,05	0,18	0,16	50
6	3,44	0,06	0,25	0,22	83
12	2,09	0,09	0,29	0,27	86
13	3,05	0,11	0,30	0,32	97
21	3,19	0,07	0,25	0,24	86
26	2,37	0,07	0,31	0,29	82
27	2,31	0,07	0,26	0,22	84
28	2,26	0,10	0,30	0,29	94
29	2,64	0,07	0,26	0,25	86
46	2,70	0,05	0,20	0,18	80
48	2,60	0,06	0,30	0,25	89

На рисунках 8 и 9 отражена связь плодовитости F самки с величиной эффективности q потребления корма и с массой ΔE потребленного особью корма.

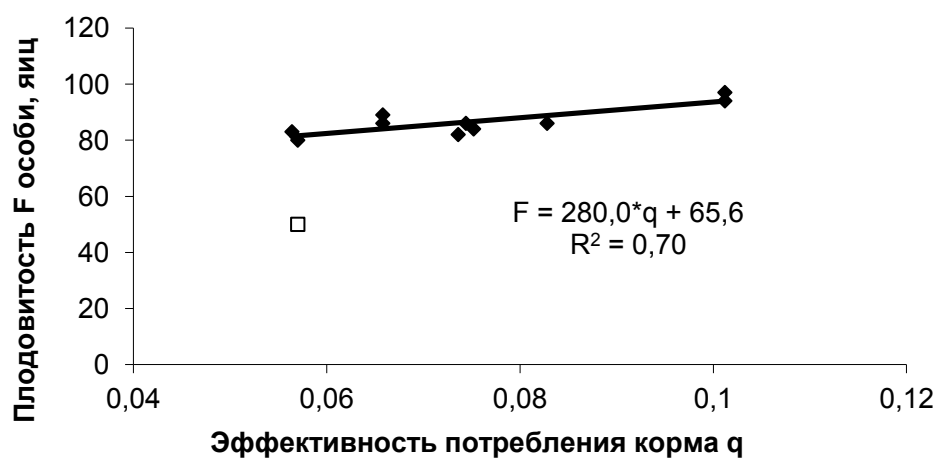


Рисунок 8 - Зависимость плодовитости особей от величины эффективности q потребления корма

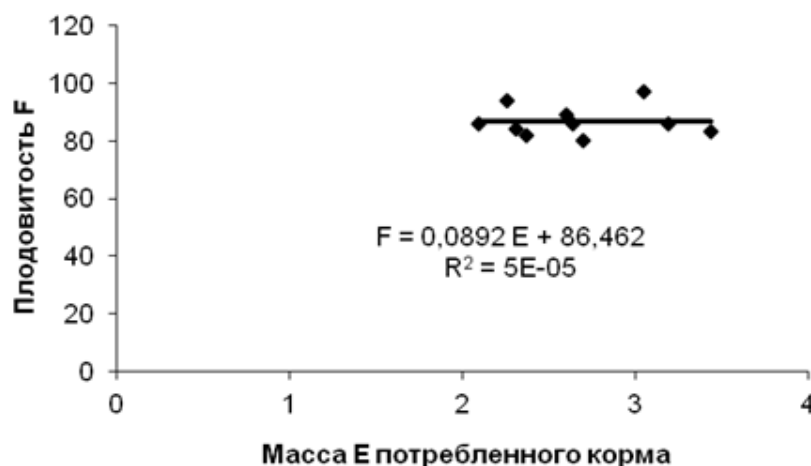


Рисунок 9 - Отсутствие влияния массы потребленного корма на плодовитость особей

Как видно из рисунка 9, плодовитость особей не зависит от массы потребленного корма. Например, для гусеницы №6 отмечена самая высокая масса потребленного корма - 3,44 г. При этом плодовитость бабочки боярышницы, получившейся из данной гусеницы, составила 83 яйца. Гусеница №21 потребила за эксперимент 3,19 г корма, плодовитость бабочки, вышедшей из куколки, окуклившейся из гусеницы №21, составила 86 шт. яиц. Самая высокая плодовитость отмечена у бабочки №13 - 97 яиц, при этом гусеница, которая окуклилась и превратилась в данную бабочку, потребила меньшее количество корма - 3,05 г. Или, например, гусеница №12 потребила за весь эксперимент всего 2,09 г корма, но при этом плодовитость вышедшей бабочки была 86 яиц, что близко к средней для популяции величине (таблица 7).

Однако, как это видно из рисунка 8, эффективность потребления корма линейно связан с плодовитостью особи, и чем больше эффективность потребления q особи, тем выше ее плодовитость.

3.3 Баланс потребления корма гусеницами непарного шелкопряда

Изучение популяционно-экологических особенностей непарного шелкопряда в березняках степной зоны Челябинской области проводилось коллективом сотрудников Ботанического сада Уральского отделения РАН на протяжении пятидесяти лет. На рисунке 10 представлена динамика очагов массового размножения популяции непарного шелкопряда на протяжении 1950 - 2010 гг.

Рисунок 10 - Динамика очагов массового размножения популяции непарного шелкопряда в Челябинской области с 1950 по 2010 гг. (по материалам из базы данных В.И. Пономарева, 2010 г.).

Из рисунка 10 видно, что за рассматриваемый период самая большая вспышка непарного шелкопряда по площади заселенного вредителями территории леса началась в 1950г. В наиболее подходящих для данного вида условиях возникает первичный очаг, площадь которого составила 230 га.

Переход во вторую (продромальную) фазу вспышки наблюдался в 1951г. Вторая фаза охватывает два-три поколения, численность вредителя продолжает возрастать, возрастает и площадь поврежденного леса - до 20 тыс. га. В 1953 г. отмечается переход вспышки в третью фазу (эруптивную). В этот период численность вредителя скачкообразно увеличивается, вспышка реализуется. Кульминация вспышки - максимальная площадь очагов в лесах Челябинской области в 1954 году превысила 286 тыс. га.

Эруптивная фаза, охватывающая чаще всего два поколения, является одновременно фазой надлома, и вспышка вступает в последнюю, качественно отличную, четвертую фазу - фазу кризиса - 1957г. Высокая плодовитость сменяется низкой и даже полным бесплодием. Численность вредителя начинает резко идти на убыль, падает до минимума, и вспышка заканчивается. Площадь

заселенной территории сократилась до 42 тыс. га. Период четвертой фазы вспышки в типичных случаях охватывает также два поколения.

Продолжительность данной вспышки составила восемь лет. Период после вспышки называют периодом депрессии численности насекомых. В данном случае, как видно из рисунка 3, фазы депрессии не наблюдалось, а сразу начинается новая вспышка.

Продолжительность вспышки может сокращаться до шести поколений (лет) за счет сокращения третьей и четвертой фаз под воздействием хищников, паразитов и болезней.

Оценка заселенности деревьев непарным шелкопрядом в лесостепной зоне Челябинской области за период с 1956 по 2010 годы проводилась на стадии яйцекладки. На рисунке 11 представлена динамика средних показателей заселенности деревьев яйцекладками данного вида, из которого видно, что плотность популяции непарного шелкопряда на стадии яйца сильно меняется в зависимости от фазы вспышки массового размножения.

Рисунок 11 - Динамика средних показателей заселенности деревьев яйцекладками непарного шелкопряда в Челябинской области с 1950 по 2010 гг. (по неопубликованным данным из базы данных В.И. Пономарева, 2010 г.).

Например, во время вспышки массового размножения в 1975 - 1980 гг., в начале вспышки плотность непарного шелкопряда составляла 40 яиц/дер., во второй фазе плотность увеличилась в среднем до 360 яиц/дер., третья фаза вспышки характеризовалась средней плотностью 600-700 яиц/дер. При затухании вспышки плотность популяции шелкопряда уменьшилась до средней величины 0,11 яиц/дер. Далее наступает фаза депрессии, и мы видим, что плотность популяции падает в первой половине депрессии, но во второй половине этой фазы плотность популяции непарного шелкопряда начинает возрастать.

Для описания процессов потребления корма гусеницами непарного шелкопряда была также использована описанная выше модель оптимального потребления корма насекомыми - филофагами, в которой метаболические затраты представлены в виде двух компонентов - затрат на усвоение корма и на собственно метаболизм особи [19; 45; 46].

На основе данной модели был проведен расчет энергетического баланса и эффективности потребления корма гусеницами непарного шелкопряда различных фенотипов.

У гусениц непарного шелкопряда, собранных в березовых насаждениях в Каменск-Уральском районе Свердловской области в Покровском лесничестве, 40% особей имели рыжий фенотип, 34% - темный фенотип, 26% - серый фенотип.

Известно, что окраска гусениц носит адаптационный характер и не является расовой или популяционной характеристикой. Рыжий фенотип преобладает в период депрессии и подъема численности в засушливых условиях, серый фенотип - во влажных условиях. Для гусениц темного фенотипа характерна высокая дисперсия в длительности диапаузы; для гусениц рыжего фенотипа характерна более короткая диапауза, чем для серого фенотипа [39].

Для особей гусениц каждого фенотипа, с учетом пола будущих взрослых особей (пол определяется по куколкам окуклившихся гусениц), были вычислены «цена» a усвоения корма, «цена» $(b+1)$ синтеза биомассы особи и эффективность потребления корма q , равная отношению массы особи к массе потребленного корма [21].

Нами были выполнены расчеты эффективности потребления корма гусеницами непарного шелкопряда разного фенотипа (таблица 8 и таблица 9).

Рисунок 12 - Распределение потребленного корма самками непарного шелкопряда (точки - данные для отдельных особей).

Как видно из рисунка 12, несмотря на различие массы отдельных особей, значения эффективности q потребления корма для всех особей очень близки.

Для каждой особи оценивались сроки прохождения стадий цикла, масса куколок. По мере появления из куколок имаго, определялся пол бабочки. Сравнительные характеристики особей непарного шелкопряда представлены в таблице 10.

Как видно из таблицы 10 для развития имаго самок для гусениц любого фенотипа затрачивается больше дней, чем для развития имаго самцов.

Средняя масса гусениц перед окукливанием рыжего фенотипа превышает среднюю массу гусениц перед окукливанием других фенотипов, как у самцов так и у самок. Средняя масса куколок перед появлением имаго – самок любого фенотипа больше чем в 3 раза средней массы куколок перед появлением имаго – самцов всех фенотипов. Таким образом, средняя масса и гусениц и куколок, из которых появились имаго – самок, превышает среднюю массу гусениц и куколок при появлении имаго – самцов, за исключением гусениц серого фенотипа, у которых средняя масса гусениц перед окукливанием у самцов – 0,64г. превышает среднюю массу гусениц у самок – 0,52г. Изменчивость вариационного ряда значительная.

При расчетах экологической эффективности потребления корма гусеницами непарного шелкопряда разного пола и фенотипа получены стандартные статистические показатели - среднее значение и дисперсия изучавшихся переменных [38; 43].

Результаты расчетов энергетической эффективности потребления корма гусеницами непарного шелкопряда разного пола и фенотипа приведены в таблице 11. Для определения достоверности наблюдаемых отличий на основе полученных данных было проведено сравнение двух выборок гусениц каждого фенотипа.

Как видно из таблицы 11 искусственная питательная среда (ИПС) [16], использованная в экспериментах, имеет низкую эффективность потребления: и для самок и для самцов всех фенотипов эффективность потребления корма была близка к 0,02, тогда как у гусениц непарного шелкопряда, выращивавшихся на естественном корме, эффективность потребления была близка к 0,09 [46], то есть почти в пять раз выше.

Также из таблицы 11 видно, что показатели питания у гусениц разных фенотипов достоверно различались.

Самки серого фенотипа достоверно потратили на синтез биомассы больше, чем самки остальных фенотипов, однако, эффективность потребления корма достоверно намного ниже. Показатели цены синтеза биомассы особей темного фенотипа у самцов достоверно выше, чем у самцов других фенотипов, но эффективность потребления корма намного ниже, чем у остальных.

У особей рыжего фенотипа, как у самцов, так и у самок, достоверно самая высокая эффективность потребления корма, что еще раз подтверждает ранее проведенные исследования [40], что численность популяции непарного шелкопряда восстанавливается за счет особей рыжего фенотипа, имеющих большой запас резервных веществ и большую жизнеспособность на фазе гусениц [23], средняя масса которых превышает среднюю массу гусениц других фенотипов.

Из таблицы 13 видно, что эффективность потребления корма q гусеницами непарного шелкопряда серого фенотипа колеблется от величины 0,01 до величины 0,03, но почти 47% особей имеют эффективность потребления корма q , равную 0,02. При этом плодовитость F (яиц) составляет: при эффективности $q = 0,01$ от 332 до 645 яиц при средней плодовитости - 513 яиц; при эффективности $q = 0,02$ от 366 до 759 яиц при средней плодовитости - 549 яиц; при эффективности $q = 0,03$ от 446 до 627 яиц при средней плодовитости - 587 яиц.

Таким образом, средние показатели плодовитости имаго, появившихся из гусениц серого фенотипа, практически одинаковы и не зависят от величины эффективности потребления корма q , но минимальные значения плодовитости будущих имаго определяются эффективностью потребления корма: чем выше эффективность q , тем выше значение плодовитости.

Из таблицы 14 видно, что эффективность потребления корма q гусеницами непарного шелкопряда темного фенотипа колеблется от величины 0,01 до величины 0,03. Эффективность потребления корма q , равную 0,01, имеют всего около 13% особей. При этом плодовитость F (яиц) составляет: при эффективности $q = 0,01$ от 420 до 743 яиц при средней плодовитости - 555 яиц; при эффективности $q = 0,02$ от 366 до 796 яиц при средней плодовитости - 581 яиц; при эффективности $q = 0,03$ от 369 до 865 яиц при средней плодовитости - 587 яиц.

Как видно, средние показатели плодовитости практически одинаковы и не зависят от величины эффективности потребления корма q .

Из таблицы 15 видно, что эффективность потребления корма q гусеницами непарного шелкопряда рыжего фенотипа колеблется от величины 0,01 до величины 0,04, но почти 78% особей все-таки имеют эффективность потребления корма q , равную 0,02 - 0,03. При этом плодовитость F (яиц) составляет: при эффективности $q = 0,01$ от 399 до 509 яиц при средней плодовитости - 454 яйца; при эффективности $q = 0,02$ от 356 до 719 яиц при средней плодовитости - 585 яиц; при эффективности $q = 0,03$ от 299 до 949 яиц при средней плодовитости - 621 яйцо; при эффективности $q = 0,04$ от 595 до 773 яиц при средней плодовитости - 679 яиц.

Средние значения плодовитости будущих имаго непарного шелкопряда рыжего фенотипа определяются эффективностью потребления корма: чем выше эффективность q , тем выше значения плодовитости. Кроме того, только особи непарного шелкопряда рыжего фенотипа имели эффективность

потребления корма равную 0,04, что подтверждает полученный ранее результат, что у особей рыжего фенотипа, достоверно самая высокая эффективность потребления корма, а значит и самая высокая плодовитость.

При осуществлении организованного учета и надзора за динамикой численности лесных насекомых получение данных о преобладании в популяции непарного шелкопряда особей рыжего фенотипа, можно прогнозировать вспышку массового размножения и принять своевременные меры для ее предотвращения, либо сокращения площади вспышки, и тем самым сохранить большую часть леса от уничтожения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенного анализа баланса потребления корма гусеницами разных видов хвое- и листогрызущих насекомых, можно сделать следующие выводы:

1. Для составления баланса потребления корма отдельных гусениц хвое- и листогрызущих насекомых необходимо использовать следующие показатели: масса гусеницы, масса личиночной шкурки, масса экскрементов, масса нового корма, масса оставшегося корма, момент времени, эффективность усвоения корма p_1 , эффективность биосинтеза p_2 , эффективность потребления корма q .

2. Определены показатели эффективности потребления корма гусениц боярышницы: эффективность усвоения корма p_1 не зависит от пола особей и равна 0,9 – 1,0; эффективность биосинтеза p_2 не зависит от пола особи и близка к величине 0,1; эффективность потребления корма $q=p_1 \cdot p_2$ для всех особей практически постоянная величина (0,07 и 0,08).

3. Определены показатели эффективности потребления корма гусениц непарного шелкопряда: эффективность усвоения корма p_1 не зависит от пола особей и равна 0,9 – 1,0; эффективность биосинтеза p_2 не зависит от пола особи и колеблется от 0,01 до 0,04; эффективность потребления корма $q=p_1 \cdot p_2$ для всех особей практически константа, равная 0,02.

4. У гусениц непарного шелкопряда разных фенотипов показатели эффективности питания достоверно различаются.

5. Плодовитость особи не зависит от массы потребленного ею корма, но линейно связана с эффективностью потребления корма, и чем больше эффективность потребления корма q особи, тем выше ее плодовитость.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1 Андреева, Е. М. Особенности питания гусениц зауральской популяции непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) в условиях лабораторного культивирования // Биосфера и человечество: Материалы конф. молодых ученых. Екатеринбург, 2000. - С. 18-21.

2 Андреева, Е. М. Трофические показатели разных фенотипов гусениц непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) в условиях лабораторного выращивания // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: Материалы конф. молодых ученых. Вып. 2. Екатеринбург, 2001. - С. 4-8.

3 Андреева, Е. М. Трофические аспекты экологии непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) // Автореф. дисс.. канд. биол. наук. Екатеринбург, 2002. - 24 с.

4 Андреева, Е. М. Анализ трофических показателей гусениц двух географических популяций непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) // Экология. 2002. №5 - С. 362-369.

5 Амшеев, Р. М. Надзор, прогнозирование численности вредителей леса / В. О. Болдаруев. Улан-Удэ: Ин-т биологии БФ СО РАН, 1987. - 76 с.

6 Баранчиков, Ю. Н. Трофическая специализация чешуекрылых. - Красноярск: Ин-т леса и древесины им. В.Н. Сукачева СО АН СССР, 1987. - 171 с.

7 Баранчиков, Ю. Н. Зоогенный вклад в эмиссии углерода в очагах массового размножения сибирского шелкопряда / В. Д. Перевозникова, Ю. П. Кондаков, Н. И. Кириченко // Лесные экосистемы Енисейского меридиана. - Издательство СО РАН Новосибирск, 2002. - С.117-123.

8 Васильев, В. П. Вредители плодовых культур / И. З. Лившиц. - Москва: Колос, 1984. - 399 с.

9 Воронцов, А. И. Роль листогрызущих насекомых в лесном биогеоценозе / Е. Н. Иерусалимов, Е. Г. Мозолевская. – «Журнал общей биологии», 1967, т. 28, № 2. - С. 172-187.

10 Вшивкова, Т. А. Энергетика питания и роста гусениц непарного шелкопряда разных возрастов // Журн. общ. биол. 1989. Т. 50. №1. - С.108-115.

11 Герасимов, А. М. Насекомые чешуекрылые, т. 1, вып. 2. Гусеницы, ч. 1. Фауна СССР. М. - Л., 1952.

12 Голутвин, Г. И. Избирательность в размещении кладок яиц боярышницы (*Aporia crataegi* L., Lepidoptera, Pieridae), в связи с особенностями климата // Поведение насекомых, как основа разработки мер борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства. - Минск: Ин-т зоолог. АН СССР, 1981. - С. 52 - 55.

13 Гримальский, В. И. Устойчивость сосновых насаждений против хвоегрызущих вредителей. М., «Лесная промышленность», 1971, - 166 с.

14 Золотарев, Е. Х. О развитии гусениц боярышницы (*Aporia crataegi* L.) в период зимовки.- Зоологический журнал, изд. АН СССР, Т. XXIX, вып. 2, М., 1950, - С.152-159.

15 Ильинский, А. И. Надзор за хвое- и листогрызущими вредителями в лесах и прогноз их массовых размножений (Наставление). - М.-Л.: Гослесбумиздат, 1952. - 142 с.

16 Ильиных, А. В. Оптимизированная искусственная среда для культивирования непарного шелкопряда (*Ocneria dispar* L.) // Биотехнология, 1996. - №7. - С. 42-43.

17 Исаев, А. С. Влияние трансформации корма на динамику численности насекомых // Консортивные связи дерева и дендрофильных насекомых / Л. В. Недорезов, Р. Г. Хлебопрос. - Новосибирск: Наука, 1982. - С. 67-75.

18 Исаев, А. С. Популяционная динамика лесных насекомых / Р. Г. Хлебопрос, Л. В. Недорезов [и др.]. – Москва : Наука, 2001. - 373 с.

19 Исхаков, Т. Р. Популяционно-энергетическая модель вспышки массового размножения лесных насекомых / В. Г. Суховольский,

Т. М. Овчинникова, О. В. Тарасова // Биофизика, 2007, т. 52, вып.4, - С. 753-759.

20 Калашникова, И. И. Закономерности питания у гусениц непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L. Анализ в рамках модели оптимального потребления // Экология России и сопредельных территорий. Материалы XX международной экологической студенческой конференции. Новосибирск, 2015 – С. 63.

21 Калашникова, И. И. Изучение эффективности потребления корма гусеницами непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L. различных фенотипов // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий. Сборник материалов конференции. Из-во ФГБОУ ВПО «Хакасский государственный университет им. Н.Ф. Катанова, 2015 – С. 55.

22 Калашникова, И. И. Эффективность потребления корма гусеницами боярышницы *Aporia crataegi* L. // Экология России и сопредельных территорий. Материалы XIX международной экологической студенческой конференции. Новосибирск, 2014 - С. 92.

23 Киреева, И. М. Экология и физиология непарного шелкопряда. Киев. Наукова думка.- 1983. - 380 с.

24 Кириченко, Н. И. Пригодность хвои кормовых растений для питания и роста гусениц двух популяций сибирского шелкопряда / Ю. Н Баранчиков // Экология, 2007, №3. - С. 216- 221.

25 Кожанчиков, И. В. Фауна СССР. Насекомые чешуекрылые. Том XII. Волнянки (Orgyidae). М.- Л., 1990. - 550 с.

26 Кондаков, Ю. П. Вспышки массового размножения сибирского шелкопряда // Экология популяций лесных животных в Сибири. – Новосибирск: Наука, 1974. – С. 206-265.

27 Кондаков, Ю. П. Непарный шелкопряд (*Osneri dispar* L.) в лесах Красноярского края // Защита лесов Сибири от насекомых-вредителей / По ред. А.Б. Жукова. М.: Изд-во АН СССР, 1963. - С 30-77.

28 Кондаков, Ю. П. Фитоценотические особенности массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах Сибири // Экологическая оценка местообитания лесных животных Новосибирск: Наука, 1987. - С. 29-40.

29 Копылов, М. А. Изменчивость популяций боярышницы *Aporia crataegi* [LEPIDOPTERA, PIERIDAE] во временном и пространственном аспектах / П. Ю. Малков // Мир науки, культуры, образования, 2012, №6 (37). - С. 486-490.

30 Коршунов, Ю. П. Определители по флоре и фауне России // Булавоусые чешуекрылые Северной Азии. Выпуск 4. - М.: Товарищество научных изданий КМК, 2002. - С. 36. - ISBN 5-87317-115-7.

31 Лесная энтомология: учебник для студ. Высш. Учеб. заведений // Е. Г. Мозолевская, А. В. Селиховкин, С. С. Ижевский и др.; под ред. Е. Г. Мозолевской. – М.: Издательский центр «Академия», 2010. - 416 с.

32 Ли, Н. Г. Водный баланс и стратегия адаптации насекомых Центральной Якутии к экстремальным климатическим условиям / К. Е. Захариассен // Изв. РАН. Сер. Биол. 2006. №5. - С. 596-601.

33 Лямцев, Н. И. Влияние климата и погоды на динамику численности непарного шелкопряда в европейской России // Лесоведение / А. С. Исаев, Н. В. Зукерт. - 2000, №1, с. 62-67.

34 Максимов, С. А. Факторы динамики численности боярышницы / В. Н. Марущак // Экология России: на пути к инновациям. Межвузовский сборник научных трудов, 2012, выпуск 6. - С. 158-163.

35 Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР / Под ред. А. И Ильинского и И. В. Тропина. - М.: Лесная промышленность, 1965. - 525 с.

36 Пальникова, Е. Н. Лесная энтомология. Методы анализа популяционной динамики и состояния особей лесных насекомых (учебное пособие) / О. В. Тарасова, В. Г. Суховольский. - Красноярск, СибГТУ, 2005, - 68 с.

37 Пальникова, Е. Н. Видовое разнообразие насекомых-филлофагов и динамика численности наиболее массовых видов насекомых лесостепных боров Сибири / Е. Н. Пальникова, О. В. Тарасова // Проблемы сохранения биологического разнообразия Южной Сибири. - Кемерово: Кузбассвуиздат, 1997. - С. 86-87.

38 Поллард, Дж.. Справочник по вычислительным методам статистики – М: Финансы и статистика, 1982. - 344 с.

39 Пономарев, В. И. Закономерности взаимоотношений в системе: "дерево-насекомое" и морфофизиологические особенности популяций непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.): Дис... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 2003. - 308 с.

40 Пономарев, В. И. Непарный шелкопряд Южного Кыргызстана: экология, динамика плотности, популяционные характеристики / А. А. Орозумбеков, Е. М. Андреева, А. М. Мамытов. - Екатеринбург: УрО РАН, 2008. - 121 с.

41 Пономарев, В. И. Связь суточной и сезонной динамики биохимического состава листьев кормового растения с онтогенетическими, морфометрическими и трофическими показателями гусениц непарного шелкопряда // Лесной комплекс: состояние и перспективы развития. Сб. научных статей / Е. М. Андреева, Т. М. Севрюгина. - Вып. 1. Брянск: БГИТА, 2001. - С. 22-26.

42 Рафес, П. М. Взаимодействие лесных насекомых, повреждающих листья, с кормовыми растениями / П. М. Рафес // ВИНТИ АН СССР, 1981. Т.5. - С. 140 - 202.

43 Сиделев, С. И. Математические методы в биологии и экологии: введение в элементарную биометрию: учебное пособие / С. И. Сиделев; Яросл. гос. ун-т им. П. Г. Демидова. – Ярославль : ЯрГУ, 2012. – 140 с.

44 Суховольский, В. Г. Модель вспышки массового размножения лесных насекомых как фазового перехода второго рода / Е. Н. Пальникова, О. В. Тарасова, А. Ю. Карлюк // ДАН, 2005, т.403, № 4. - С. 551–553.

45 Суховольский, В. Г. Насекомое как потребитель: модель эффективного поведения / Т. М. Овчинникова, Т. А. Вшивкова // ДАН. 2000. Т. 373. №3. - С. 424-426.

46 Суховольский, В. Г. Оптимизационные модели межпопуляционных взаимодействий / Т. Р. Исхаков, О. В. Тарасова. - Новосибирск: Наука, 2008. - 162 с.

47 Суховольский, В. Г. Перманентные вспышки массового размножения лесных насекомых: анализ и моделирование популяционной динамики / О. В. Тарасова, П. А. Красноперова // Математическое моделирование в экологии. – Пушино: 2013. - С. 249-250.

48 Тарасова, О. В. Исследование роста гусениц боярышницы в условиях индивидуального выкармливания особей / И. И. Калашникова // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий. Абакан, 2013. - Вып. 17. – С. 73-74.

49 Тарасова, О. В. Модели взаимодействия "ресурс-потребитель", учитывающие эффекты качественных изменений ресурса / О. В. Тарасова, В. Г. Суховольский // Журнал общей биологии. - 1997. - № 3. - С. 94-106.

50 Тарасова, О. В. Насекомые - филофаги зеленых насаждений городов: особенности структуры сообществ и динамики численности / А. В. Ковалев, В. Г. Суховольский, Р. Г. Хлебопрос. - Новосибирск: Наука, 2004. -182 с.

51 Тарасова О.В. Насекомые - филофаги зеленых насаждений городов: особенности структуры энтомокомплексов, динамики численности популяций и взаимодействия с кормовыми растениями: дис. ... д-ра с.-х. наук: 03.00.16 / Тарасова Ольга Викторовна.- Красноярск, 2004. - 360 с.

52 Тарасова, О. В. Особенности динамики численности популяций насекомых-филофагов зеленых насаждений городов / О. В. Тарасова // Моделирование неравновесных систем - 2003: Тез. докл. - Красноярск: ИВМ, 2003.- С. 173.

53 Тарасова, О. В. Энергетический баланс потребления корма насекомыми-филлофагами: оптимизационная модель / И. И. Калашникова, В. В. Кузнецова // Сибирский лесной журнал. - 2015. - Вып. 3. - С. 83-92.

54 Щербакова, Л. Н. Лесная энтомология: Учебно-методическое пособие / А. В. Осетров, Е. А. Бондаренко // СПбЛТА, 2006. - 61 с.

55 Юрченко, Г. И. Рекомендации по мониторингу и мерам контроля численности непарного шелкопряда на Дальнем востоке / Малоквасова Т. С., Турова Г. И. – ФГУ «ДальНИИЛХ», Хабаровск, 2007. - 46 с.

56 Ansari, M. S. Influence of various host plants on the consumption and utilization of food by *Pieris brassicae* (Linn.) / Hasan F., Ahmad N. // Bull. Entomol. Res. 2012. V. 102. N. 2. P. 231-237.

57 Bauerfeind, S. S., Testing the plant stress hypothesis: stressed plants offer better food to an insect herbivore / Fischer K. // Entomol. Exp. 2013. V. 149. N. 2. P. 148-158.

58 Campbell, R. W. The role of disease and desiccation in the population dynamics of the gypsy moth (*Porteria dispar* L.) (*Lepidoptera Lymantriidae*) // Cand. Entomol. - 1963. Vol. 95, №4.

59 Connor, E. F. Density-related mortality in in *Cameraria hamadryadella* (Lepidoptera: Gracillariidae) at epidemic and endemic densities / Beck M.W. // Oikos., 1993, v. 66. - P. 515 - 525.

60 Doskotch, R. W. Feeding responses of gypsy moth larvae *Lymantria dispar* to extracts of plant leaves / R.W.Doskotch, T.M.O`Dell, P.S.Goodwin // Environ. Entomol. -1977. - V. 6, N 4. - P. 563–569.

61 Feeny, P. Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores / P. Feeny // Coevolution of animals and plants. - Austrin: Univ. Texas Press, 1975. - P. 3-19.

62 Henn, M. Intestinal modifications of oak leaf tannins by *Lymantria dispar* L. (Lep., / *Lymantriidae*) and possible effect on larval development / M. Henn // J. Appl. Ent. -1999. - V.123. - P. 261-264.

63 Keena, M. A. Comparison of the hatch of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) eggs from Russia and the United States after exposure to different temperatures and durations of low temperature // *Ann. Entomol. Soc. Am.* – 1996. – Vol. 89. - P. 564-572.

64 Kula, E. Effects of nitrogen on bionomics and food consumption of *Cabera pusaria* (Lepidoptera: Geometridae) / Peslova A., Martinek P. // *Entomol. Fenn.* 2014. V. 25. N. 1. P. 6-15.

65 Low, P. A., Elevated volatile concentrations in high-nutrient plants: do insect herbivores pay a high price for good food? / McArthur C., Fisher K. // *Ecol. Entomol.* 2014. V. 39. N. 4. P. 480-491.

66 Mattson, W. J. The role of drought in outbreaks of plant-eating insects / R. A. Haack // *Bio-Science.* 1987. V. 37. №2. P. 110-118.

67 Montgomery, M.E. Relationships between foliar chemistry and susceptibility to *Lymantria dispar* / M.E. Montgomery // *Proceedings, Lymantriidae: a comparison of features of New and Old World tussock moths.* Radnor: USDA Forest Service, 1988. - P. 339–350.

68 Nicholson, A. J. Dynamics of insect populations // *Annual. Rev. Entomol.* - 1958. - № 3.- P. 107-136.

69 Nichol, H. Iron metabolism in insects / Law J. H., Winzerling J.J. // *Annual Review of Entomology.* - 2002. - P. 535-559.

70 Nylin Sören, Bergström A., Janz Niklas. Butterfly host plant choice in the face of possible confusion // *J. Insect Behav.* - 2000. - 13, N 4. - P. 469-482.

71 Roy, D. B. Butterfly numbers and weather Predicting historical trends in abundance and the future effects of climate change / Rothery. P, Moss D., Pollard E., Thomas J.A // *J. Anim. Ecol.* - 2001. - 70, № 2. - P. 201 - 217.

72 Schroder, L. A. Dry matter, energy and nitrogen conversion by Lepidoptera and Hymenoptera larvae fed leaves of Black Cherry / M. Malmer // *Oecologia.* 1980. V. 45. N. 1. P. 6371.

73 Slansky, F. Food consumption and utilization / J. M. Scriber // *Compar. Insect Physiol. Biochem. Pharm.* 1985. V. 4. P. 87-164.

74 Soukhovolsky, V. Simulation modeling of fixed outbreak of insects (on the example of moth *Phyllonorycter populifoliella* Tr.) Population dynamics, biological control, and integrated management of forest insects / O. Tarasova. // Eberswalde (Germany), 2010, p. 94.

75 Speight, M. R. Environmental influences on host plant susceptibility to insects attack // *Insects and Plant Sur-face*. L.: Edvard Arnold, 1986. P. 309-316.

76 Stoyenoff, J. Effects of host switching on gypsy moth (*Lymantria dispar* (L.)) under feld conditions / J. Stoyenoff, J. Witter, M. Montgomery, C. Chilcote // *Oecologia*. - 1994. - V.97. - P. 143-157.

77 Tarasova, Olga. Consumption of food and fertility of forest insect: optimization model / Irina Kalashnikova, Vladislav Soukhovolsky // 8th European Conference on Ecological Modelling. Marrakech, MOROCCO - october 27-30, 2014, - P. 85.

78 Waldbauer, G. P. The consumption and utilization of food by insects // *Adv. Insect Physiol.* 1968. V. 5. P. 229-288.

79 Wallner, W. E. Fastors affecting insects population dynamics: differences between outbreak and non- outbreak specias // *Ann. Rev. Entomol.* 1987. V . 32. P. 317-340.

80 Zalucki, M.P., Clarke A.R., Malcolm S.B. Ecology and behaviour of first instar larval *Lepidoptera* // *Annu. Rev. Entomol.* - 2002. Vol. 47. - P. 361-393.